

SÉRIE A, N° 2571

N° D'ORDRE : 3443

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges FOUQUE

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de la glande pylorique des Ascidiacés.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 19 mai 1953, devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT,	<i>Président.</i>
L'HÉRITIER,	} <i>Examineurs.</i>
GALLIEN,	

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1953



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552428_0004

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**ACQUISITIONS RÉCENTES
SUR LA PHYSIOLOGIE DE L'AUDITION
CHEZ LES VERTÉBRÉS**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 15 mai 1953.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. CHATELET.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Pour le Recteur de l'Académie de Paris,

Le Vice-Président du Conseil de l'Université,

A. CHATELET.

SÉRIE A, N° 2571

N° D'ORDRE : 3443

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges FOUQUE

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de la glande pylorique des Ascidiacés.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 19 mai 1953, devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT,	<i>Président.</i>
L'HÉRITIER,	} <i>Examineurs.</i>
GALLIEN,	

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1953

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	M ^{lle} COUSIN... T	Biol. anim. (P. C. B.).
A. DENJOY....	T	Théorie des Fonctions.	CHRÉTIEN T	Chimie minérale.
L. LUTAUD ...	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	DRACH T	Zoologie.
E. DARMOIS ..	T	Enseignement de Physique.	KASTLER T	Physique.
ROBERT LÉVY. T		Physiologie comparée.	CHATELET T	Arithmétique et Théorie des nombres.
FOCH T		Mécanique physique et expérimentale.	EPHRUSSI T	Génétique.
PAUTHENIER ..	T	Electrotechnique générale.	WURMSER T	Biologie phys.-chimique.
DE BROGLIE ..	T	Théories physiques.	BAUER T	Chimie-Physique.
JOB T		Chimie générale.	RIVIÈRE T	Géologie (P. C. B.).
PRENANT T		Anatomie et Histologie comparées.	GAUTHERET ... T	Biol. végét. (P. C. B.).
COMBES T		Physiologie végétale.	LUCAS T	Physique.
GARNIER T		Géométrie supérieure.	A. THOMAS... T	Evolut. des êtres organ.
PÉRÈS T		Mécanique des fluides et applications.	ARNULF T	Optique appliquée.
LAUGIER T		Physiologie générale.	MAX MORAND.. T	Physique.
TOUSSAINT ... T		Technique aéronautique.	SOLEILLET ... T	Physique.
M. CURIE T		Physique (P. C. B.).	FORTIER T	Mécanique expérimentale des fluides.
G. RIBAUD ... T		Hautes températures.	DANJON T	Astronomie.
CHAZY T		Mécanique analytique et Mécanique céleste.	FROMAGEOT .. T	Chimie biologique.
CROZE T		Physique théorique et Physique céleste.	LAPORTE T	Physiq. génér. et Radio-activité.
DUPONT T		Théories chimiques.	JANET T	Mathématiques générales.
VALIRON T		Calcul différentiel et Calcul intégral.	PETIT T	Biologie maritime.
BARRABÉ T		Géologie structurale et Géologie appliquée.	QUENEY T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
G. DARMOIS .. T		Calcul des probabilités et Physique mathématique.	GALLIEN T	Biologie anim. (P. C. B.).
Jacques BOURCART... T		Géographie physique et Géologie dynamique.	EICHHORN T	Biologie végétale (P. C. B.).
AUBEL T		Chimie biologique.	DE CUGNAC ... T	Biologie végétale (P. C. B.).
M ^{me} JULIOT-CURIE. T		Physique générale et Radioactivité.	M ^{lle} CAUCHOIS. T	Chimie-Physique.
PLANTEFOL ... T		Botanique.	THELLIER T	Physique du globe.
CABANNES T		Recherches physiques.	AUDUBERT T	Electrochimie.
GRASSÉ T		Evolution des êtres organisés.	L'HÉRITIER ... T	Génétique.
PRÉVOST T		Chimie organique.	GRIVET T	Radio-Electricité.
BOULIGAND ... T		Application de l'analyse à la Géométrie.	PONCIN T	Mécanique des fluides.
CHAUDRON ... T		Chimie appliquée.	THIRY T	Mécanique appliquée.
WYART T		Minéralogie.	DUBREIL T	Mathématiques générales.
TEISSIER T		Zoologie.	QUELET T	Chimie (P. C. B.).
MANGENOT ... T		Biologie végétale.	CAGNIARD T	Géophysique appliquée.
P. AUGER T		Physique quantique et relativité.	CHAMPETIER .. T	Chimie appliquée.
MONNIER T		Physiologie générale.	CUVILLIER T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
PIVETEAU T		Géologie.	JUNG T	Pétrographie.
ROCARD T		Physique.	TRILLAT T	Physique (P. C. B.).
H. CARTAN ... T		Mathématiques (E.N.Sup.).	WIEMANN T	Chimie (P. C. B.).
SCHAEFFER ... T		Physiol. des fonctions.	JACQUINOT ... T	Physique (P. C. B.).
LAFFITTE T		Chimie générale.	VASSY T	Physique de l'atmosphère.
FAVART T		Mécanique générale.	DESTOUCHES... T	Théories physiques.
COULOMB T		Physique du globe.	M. PRUVOST... T	Géologie.
			AMIEL T	Chimie (P. C. B.).
			HOCART T	Minéralogie.
			MACHEBŒUF .. T	Microbiologie.
			J.-P. MATHIEU. T	Physique (P. C. B.).
			COUTEAUX T	Biologie animale (P. C. B.).
			MAY T	Biologie animale (P. C. B.).
			CHOSQUET T	Calcul différentiel.
			FELDMANN T	Biologie (P. C. B.).
			GUINIER T	Physique (P. C. B.).
			JOST T	Biologie (P. C. B.).

Secrétaire CH. MONIER.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE LA
GLANDE PYLORIQUE DES ASCIDIACÉS

PAR

GEORGES FOUQUE

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	190
HISTORIQUE	190
MATÉRIEL ET TECHNIQUE	197
ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE DE <i>STYELA PLICATA</i>	199
Rappel de la structure du tube digestif (p. 199). — Histologie du tube digestif normal (p. 201). — Histologie de la glande pylorique normale (p. 206). — Histologie du tube digestif et de la glande pylorique après inanition (p. 218).	
ETUDE COMPARATIVE DE LA GLANDE PYLORIQUE DANS LA CLASSE DES ASCIDIACÉS	223
<i>Clavelinidæ</i> (p. 223). — <i>Polycitoridæ</i> (p. 227). — <i>Didemnidæ</i> (p. 234). — <i>Polyclinidæ</i> (p. 242). — <i>Cionidæ</i> (p. 246). — <i>Ascidiidæ</i> (p. 251). — <i>Perophoridæ</i> (p. 259). — <i>Molgulidæ</i> (p. 261). — <i>Pygidæ</i> (p. 267). — <i>Styelidæ</i> (p. 271). — <i>Botryllidæ</i> (p. 276).	
RECHERCHE DES PHOSPHATASES AU NIVEAU DU TUBE DIGESTIF ET DE LA GLANDE PYLORIQUE CHEZ QUELQUES ASCIDIES	282
OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR L'EMBRYOGÉNIE DE LA GLANDE PYLORIQUE	282
ESSAI D'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE SUR LE RÔLE PHYSIOLOGIQUE DE LA GLANDE PYLORIQUE	286
Canal collecteur (p. 286). — Expériences d'ingestion (p. 287). — Expériences d'injection (p. 301). — Expériences diverses (p. 306).	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	307
BIBLIOGRAPHIE	314

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet de ce mémoire ont été entreprises, en 1947, sur les conseils de M. J.-M. PÉRÈS, Professeur à la Faculté des Sciences de Marseille, Directeur de la Station marine d'Endoume, qui a non seulement inspiré, mais dirigé ce travail, m'ouvrant toutes grandes les portes de son laboratoire, me faisant profiter de ses précieux conseils et de sa très grande expérience. Il m'a permis de mener à bonne fin ce modeste travail et je le prie de trouver ici l'expression de ma très profonde gratitude.

Je remercie M. le Professeur FISCHER, professeur au Muséum, qui m'a accueilli avec grande bienveillance au Laboratoire maritime de Dinard où j'ai fait de nombreux séjours et où M. A. FRANC, Directeur adjoint, m'a honoré de son amitié et m'a permis de travailler dans d'excellentes conditions.

J'ai fait de brefs séjours au Laboratoire de Banyuls et je remercie M. le Professeur PETIT des facilités qu'il m'a données pour me procurer du matériel. Au Laboratoire maritime de Villefranche, M. TRÉGOUBOFF, Sous-Directeur, s'est toujours lui aussi montré très accueillant à mon égard; je l'en remercie très vivement.

M. le Professeur PRENANT, professeur à la Sorbonne, a bien voulu, malgré ses nombreuses occupations, s'intéresser à mon travail et me faire le très grand honneur de le juger; je lui en exprime ici ma profonde reconnaissance. Je remercie également M. le Professeur L'HÉRITIER qui a bien voulu accepter de faire partie de mon jury de thèse. Enfin, il m'est particulièrement agréable de voir figurer dans ce jury M. le Professeur GALLIEN, dont j'ai apprécié à Dinard la sympathie et la sollicitude qu'il m'a témoignées.

J'exprime toute ma reconnaissance à M. le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, qui me fait le grand honneur d'accepter ce mémoire dans les *Annales de l'Institut Océanographique*.

J'ai fait la plus grande partie de mon travail à la Station marine d'Endoume et je remercie le personnel de la Station et tout particulièrement M^{me} CHOISÉ, aide-technique de M. PÉRÈS.

HISTORIQUE

On désigne, chez les Tuniciers, sous le nom de glande pylorique, un ensemble de fins tubules ramifiés, anastomosés, le plus souvent terminés par des dilatations ampullaires, et disposés sur la paroi externe du tube digestif. Constamment présents au niveau de la région moyenne de l'intestin, ils s'étendent plus ou moins loin le long du tube digestif, soit vers le rectum, soit vers l'œsophage, parfois vers l'un et l'autre, et ce, de façon variable suivant les espèces. Ces tubules se réunissent en un tronc principal appelé « canal collecteur » (parfois multiple d'ailleurs) qui se détache de la région moyenne de l'intestin et se dirige vers l'estomac, où il aboutit au niveau de la région pylorique, d'où le qualificatif de « pylorique » accordé habituellement à cette glande.

Celle-ci a cependant été désignée par des noms très différents, ainsi que nous allons le voir dans ce paragraphe relatif aux recherches antérieures. Mais il n'est pas inutile

de grouper ici les plus usités de ces noms : « lacteal system » (LISTER), « hepatic gland » (HANCOCK), « glande annexe du tube digestif » (CHANDELON), « glandola-epato-pancreatico » (DELLA VALLE), « glande stomacale » (VAN BENEDEN et JULIN), « organe réfringent » (GIARD), « glande intestinale » (MAURICE), « darmumspinnende Drüse » (SEELIGER). Le terme le plus satisfaisant est évidemment celui de « darmumspinnende Drüse », utilisé depuis SEELIGER par les auteurs allemands. Ce terme, qui a l'avantage de ne pas impliquer une localisation exclusivement pylorique pour cette glande qui s'étale en réalité sur une partie importante de l'anse digestive, est malheureusement intraduisible en français. C'est pourquoi j'emploierai le nom de glande pylorique (LACAZE-DUTHIERS et DELAGE), généralement adopté d'ailleurs par les auteurs récents de langue française.

Le caractère mystérieux de la glande pylorique et son rôle inconnu ont attiré les nombreux auteurs qui ont étudié les Tuniciers, et de nombreuses hypothèses ont été émises sur sa fonction éventuelle. C'est pourquoi l'histoire de cette question mérite un développement assez important.

D'après SEELIGER, O. F. MÜLLER, dans *Zoologica Danica* (1788), aurait signalé sa présence chez les Monascidies.

Il semble cependant que ce soit SAVIGNY [74] qui, en 1816, ait le premier décrit d'une manière relativement exacte l'organe pylorique sous le nom de « glandes diverses ». Chez *Diazona violacea*, en effet, il remarque au niveau de la partie ascendante de l'intestin un ensemble de petits tubules terminés en cul-de-sac, tubules simples ou divisés. Cependant, comme le remarque GIARD, SAVIGNY n'avait qu'une idée imparfaite de la glande et s'il semble l'avoir assimilée à un organe hépatique, c'est sans grande conviction. Il a, d'autre part, confondu cet organe avec d'autres formations; c'est ainsi que lorsqu'il écrit : « On doit se garder de confondre les ovaires avec certaines excroissances spongieuses ou charnues qui pullulent sans ordre sur les parois de la tunique et jusque sur les intestins et les ovaires de quelques espèces », je ne pense pas qu'il ait voulu parler de la glande pylorique, comme le prétend GIARD, mais plutôt des vésicules dermiques.

LISTER [54], en 1834, décrit la glande pylorique chez *Perophora* et il l'appelle « lacteal system », ce qui laisse supposer, si l'on s'en réfère à la traduction littérale, qu'il la considère comme un appareil absorbant.

MILNE-EDWARDS [59] (1841), dans son mémoire sur les Ascidies composées des côtes de la Manche, signale chez *Botrylloides rotifera* (*Botryllus leachi*), au niveau de la troisième portion de l'intestin, une « masse glandulaire » qui donne naissance à plusieurs petits canaux excréteurs, qui se réunissent en un seul tronc qui se jette au niveau du pylore. Il ne fait pas de doute qu'il s'agit là de la glande pylorique dont MILNE-EDWARDS fait un organe hépatique.

Dix ans plus tard, HUXLEY [35] étudie la glande chez les Tuniciers pélagiques, *Salpa*, *Pyrosoma* et *Doliolum*, où il trouve un réseau de fins tubules, ramifiés sur l'intestin et possédant un canal collecteur qui se jette dans l'estomac. Il considère cet organe (« lacteal system ») comme ayant un rôle absorbant, sorte d'appareil chylofère faisant passer les sucs nutritifs de l'estomac dans le sang.

KROHN [43] (1852) donne une description très exacte de l'organe, chez *Phallusia mamillata*, en décrivant un système de fins canaux développés sur la surface de l'intestin qu'ils entourent à la manière d'un réseau serré. Ces tubes, souvent anastomosés entre

eux, se terminent tantôt par des culs-de-sac cylindroïdes, tantôt par de véritables ampoules dont le contenu est tout à fait transparent. KROHN étudie aussi le développement de l'organe, j'y reviendrai plus loin à propos de l'embryogénie de celui-ci. Il considère cet appareil comme une glande digestive, conclusion qu'il tire de ses remarques embryologiques, ayant vu le développement de la glande se faire à partir de la région pylorique de l'intestin. Contrairement donc à ce que disent LACAZE-DUTHIERS et DELAGE, ainsi qu'ISERT, il n'a pas envisagé cette glande comme étant un rein. Il a d'ailleurs très bien individualisé comme organe rénal, chez *Phallusia*, une masse compacte de coloration jaune, parsemée de petits points blancs, contenant des concrétions et entourant le tube digestif depuis la bouche jusqu'à l'anus, description qui représente, à n'en pas douter, les vésicules rénales.

VOGT [85] (1854), étudiant la Salpe, observe l'organe pylorique qu'il décrit assez exactement, mais, ne s'étant pas rendu compte de l'existence d'une lumière dans les tubules, le considère comme « un tissu musculaire composé d'un seul fil qui s'attache à l'intestin à peu près à la hauteur de l'extrémité du cœur » et qui s'étalerait ensuite en un réseau sur l'intestin. Il est probable que VOGT a décrit le canal collecteur comme étant ce fil musculaire et que, ainsi que le suppose CHANDELON, il a étudié de jeunes individus où ce canal ne présente pas encore de lumière.

HANCOCK [27] (1866-1868) reconnaît la présence de la glande pylorique chez *Styela*, *Pelonaia*, *Ascidia*, *Perophora* et *Clavelina*, et il la considère comme le véritable foie de ces espèces. Cette interprétation est due à ce qu'ayant étudié les « Cynthiades » qui possèdent un foie distinct et n'ayant pas remarqué l'existence de la glande pylorique chez celles-ci, HANCOCK a vu, par contre, cette dernière chez les espèces citées ci-dessus, qui sont dépourvues de foie distinct, il en a conclu que la glande pylorique était l'homologue du foie.

KUPFFER [45] (1872) a décrit cet organe chez *Molgula macrosiphonica* (*Molgula manhattensis*) et chez *Ascidia canina* (*Ascidia aspersa*), et l'interprétation qu'il en donne est, pour le moins, curieuse. Il dit avoir réussi à injecter partiellement ce système en poussant l'injection directement par le cœur, estimant, d'autre part, que les plus gros tubules ont une structure analogue à celle des vaisseaux sanguins et, assimilant les culs-de-sac glandulaires aux vaisseaux coloniaux de la tunique commune des Ascidies composées, il considère cet appareil comme une dépendance du système circulatoire qui servirait à la résorption du chyme. Ce serait, de plus, un lieu de formation de certains éléments sanguins, car on observe, à l'intérieur des culs-de-sac, de nombreuses cellules. On ne voit pas comment KUPFFER a pu injecter la glande pylorique par le cœur et il faut admettre qu'il a confondu les ampoules et les tubules avec les lacunes vasculaires.

GIARD [25], à la même époque, publie ses recherches sur les Synascidies, dans lesquelles il consacre un paragraphe à l'organe pylorique qu'il appelle « organe réfringent » et qu'il décrit, chez *Perophora listeri*, *Clavelina lepadiformis* et *Botryllus*, comme un tube partant de la région pylorique de l'anse digestive et se ramifiant un grand nombre de fois sur la surface externe de l'intestin. Le contenu de ces tubes est fait d'une matière granulo-graisseuse et leurs parois présentent, par endroits, des amas cellulaires (détails histologiques qui manquent de précision et d'exactitude). Après avoir violemment critiqué l'opinion de KUPFFER, GIARD avoue ignorer complètement « le rôle de cet organe singulier » ; cependant, il l'apparente à la tige cristalline des Mollusques

Acéphales (Dimyaires), rapprochement que LACAZE-DUTHIERS qualifie de « pas sérieux ». Remarquant, par ailleurs, que l'appareil réfringent est plus ou moins visible suivant les cas, il suppose que cet organe serait surtout apparent au moment des digestions et tend à y voir une preuve en faveur d'un rôle absorbant. Comme on le voit, l'opinion de GIARD n'était pas très bien établie. Cet auteur étudie, en outre, le développement embryologique de l'organe réfringent; j'y reviendrai plus loin.

HERTWIG [33] (1873) voit la glande pylorique chez *Phallusia mamillata*, il ne la considère pas comme un foie et lui dénie toute fonction glandulaire, car, dit-il, il lui manque tout épithélium, les cellules ne sont pas des cellules épithéliales, mais des cellules libres dans une substance intercellulaire liquide et sans couleur et il n'y a pas, d'autre part, de débouché des canaux dans l'intestin. Pour ces raisons, il se rallie à l'opinion de KUPFFER et pense que les canaux décrits sont des vaisseaux sanguins qui forment une partie très fortement développée du système circulatoire.

CHANDELON [10], en 1875, publie ses « Recherches sur une annexe du tube digestif des Tuniciers », qui constituent une excellente mise au point de la question à laquelle il apporte sa contribution personnelle. Après avoir fait la synthèse de tous les travaux antérieurs, CHANDELON décrit d'abord trois types principaux de glande : 1° Un type dans lequel les tubes, provenant de la division dichotomique et successive du conduit primitif, s'anastomosent en formant un réseau, ce type se rencontrant chez la Salpe. 2° Un type où les tubes sont encore disposés en réseau, mais où ils présentent des culs-de-sac en forme d'ampoules vésiculaires (chez *Phallusia* et *Molgula*). 3° Un type qui s'observe chez *Perophora* et dans lequel les tubes ne s'anastomosent pas, mais se ramifient dichotomiquement en se continuant directement dans des ampoules vésiculaires. Ultérieurement, il ne conservera que deux types de glande, ramenant le premier au deuxième. Il constate que la glande annexe se rencontre chez tous les Tuniciers, à l'exception des Appendiculaires. Il passe ensuite à l'étude de cet organe chez *Perophora listeri* et chez *Salpa pinnata*. Chez *Perophora*, il distingue des tubes, des varicosités et des ampoules. Dans les tubes, à l'aide d'un artifice imprévu (addition à la préparation d'une goutte d'acide osmique à 1 %), il observe dans la lumière un mouvement ciliaire qui dure encore deux heures après l'addition du réactif. Ces tubes sont tapissés par un épithélium à cellules polygonales. Les varicosités ne sont que de simples élargissements des tubes. Les ampoules sont constituées par un épithélium pavimenteux simple formé de cellules plates. Au niveau de l'orifice des ampoules, il signale un bourrelet circulaire formé de cellules qui portent des cils vibratiles très longs. Il ne peut déterminer si les cellules plates des ampoules sont ciliées ou non. Tout l'organe serait entouré par une membrane anhiste, pauvre en cellules, qui le fixe à l'intestin. Chez la Salpe, CHANDELON retrouve le même appareil, mais il ne peut y découvrir des ampoules dont il admet cependant l'existence par l'étude comparative des individus jeunes et des adultes. Il étudie ensuite longuement le développement de la glande chez les blastozoïdes de Salpe ; j'y reviendrai ultérieurement. Enfin, après avoir posé la question : « Cet organe est-il un rein, ou n'est-ce pas plus probablement une glande servant à la digestion ? », CHANDELON, après un raisonnement bien conduit, écarte la première hypothèse et conclut : « La fonction réelle de cette glande ne peut être reconnue dans l'état actuel de nos connaissances, on peut simplement affirmer que c'est une glande digestive ».

HELLER [30] (1877-1878) trouve, chez *Ascidia mentula*, un filet de canaux particuliè-

rement développés dans la courbure intestinale. Ces canaux, qui se divisent dichotomiquement, apparaissent ronds sur les coupes transversales et se terminent en forme de massues. Leur épithélium est composé de cellules cubiques très réfringentes.

HERDMAN [32] (1882), dans le rapport sur le voyage du « Challenger », décrit la glande pylorique chez les Ascidies simples et composées et chez les Tuniciers pélagiques (*Doliolum*, *Salpa* et *Pyrosoma*). Il la trouve généralement ramifiée en forme de réseau, avec des extrémités en ampoules. Cependant, chez *Clavelina* et *Perophora*, la glande n'a pas l'aspect en réseau et les canaux ne s'anastomosent pas, mais se terminent librement, soit dans des canaux plus petits, soit dans des ampoules. Il constate la présence du canal excréteur. Il pense que cette glande est une glande digestive sécrétant dans l'intestin un liquide clair et dont la fonction est inconnue.

WAGNER [86] (1885) fait l'étude anatomique de l'organe chez *Styela rustica*. C'est un réseau de canaux qui entoure tout l'intestin et qui commence à proximité de l'estomac. Ces canaux se terminent, soit par de simples culs-de-sac, soit par des ampoules. Il ne dit rien de la fonction de la glande.

ROULE [72] fait paraître, en 1884, son premier mémoire « Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence », qui constitue essentiellement une monographie de *Ciona intestinalis*. Rappelant qu'un certain nombre d'auteurs ont vu chez les Ascidies une glande formée de canaux ramifiés sur l'estomac et sur l'intestin et aboutissant dans un tronc principal qui se jette dans la région pylorique, il dit « n'avoir rien observé de semblable chez la *Ciona intestinalis* et chez toutes les Phallusiadées », et il ajoute : « Cependant, sur un animal vivant dont le tube intestinal est étalé, on aperçoit à l'œil nu des tubes transparents plusieurs fois ramifiés à peu près dichotomiquement, placés sur la région postérieure de l'estomac, se prolongeant assez loin sur l'intestin et aboutissant tous dans un gros tronc stomacal situé sur la région pylorique de l'estomac. Cet aspect concorde donc avec celui décrit par les auteurs déjà cités. Seulement, lorsqu'une injection bien menée a rempli les lacunes de la région postérieure du corps, on voit que le gros tronc pylorique ne débouche pas dans l'estomac, mais bien dans le cœur, et que tous ces tubes hyalins sont les lacunes chargées de répartir le sang dans la paroi intestinale... ». ROULE commet donc la même erreur que KUPFFER, à l'opinion duquel il se rallie. De plus, dans les dessins qu'il donne de l'histologie du tube intestinal, il confond les tubules pyloriques avec les canalicules spermatiques. Dans son deuxième mémoire sur les Ascidies simples [73], paru l'année suivante, ROULE signale la présence, chez *Polycarpa varians* et aussi chez *Styela* et « *Cynthia* », dans la « charpente conjonctivo-musculaire » de l'intestin, de nombreux tubes très minces, disposés perpendiculairement au plan de la paroi intestinale et placés autour des lacunes sanguines. Tapissés par une seule assise de cellules cubiques, ils se terminent au-dessous même de l'épithélium interne de l'intestin par une dilatation ampullaire. Chez *Styela* et « *Cynthia* », ROULE retrouve les mêmes tubes, mais sans ampoules terminales. Il n'assimile pas cet appareil tubulaire au « système glandulaire spécial, placé sur le commencement de l'intestin, dont le tronc principal débouche dans l'estomac et dont les ramifications contiendraient une substance homogène ». Mais n'ayant pas remarqué d'orifices externes à ces tubes, il les considère comme un rein d'accumulation analogue à celui des « Phallusies » ; il appuie d'ailleurs son opinion sur une erreur, car il écrit : « Les Phallusies et les Molgulidées ont un rein vésiculaire ; or, elles ne possèdent pas d'appareil tubulaire ».

A peu près à la même époque (1887) paraissent les recherches de DELLA VALLE [18] sur les Ascidies composées. Après avoir donné la description anatomique de la glande pylorique chez diverses espèces et précisé quelques détails histologiques, notamment sur la ciliation de l'épithélium glandulaire et sur la présence d'une vésicule sur le trajet du canal collecteur de *Distaplia*, DELLA VALLE fait une revue de la question et conclut que la fonction de l'organe est digestive et il l'appelle « glandola epato-pancreatico ».

MAURICE [55] (1888), dans sa monographie de *Fragaroides aurantiacum* (*Amaroucium areolatum*), décrit l'organe pylorique sous le nom de « glande intestinale » et voit celle-ci formée d'une série de tubes disposés en fin réticulum à la surface externe de l'intestin terminal. Ces tubes, tapissés par un épithélium plat sans cils vibratiles, se réunissent dans un canal collecteur qui se jette dans l'estomac. Il pense que c'est une glande qui concourt à la digestion et va déverser son produit dans l'estomac.

LACAZE-DUTHIERS et DELAGE [48] (1889) observent la glande pylorique chez les « Styeliniées » (*Styelidæ*) et chez les « Cynthinées » (*Pyuridæ*). Chez les premières (*Polycarpa varians*, *Styelopsis grossularia*), elle recouvre tout l'intestin sans jamais remonter sur l'estomac (ce qui n'est pas exact), le canal collecteur se jette dans l'estomac au niveau d'un cul-de-sac qui prolonge une profonde gouttière. Chez les « Cynthinées », en particulier chez *Cynthia morus* (*Pyura savignyi*), les tubules pyloriques se répartissent sur l'intestin, se rencontrent sur l'estomac et remontent même jusqu'à l'œsophage, le canal collecteur s'ouvre au milieu de la branche montante de l'intestin. Tubes et ampoules terminales sont formés d'une membrane basale et d'un épithélium composé de cellules, petites et cubiques au niveau des premiers, plus larges et plus basses au niveau des dernières. Au sujet de la fonction de cet organe, ces auteurs disent : « L'opinion la plus plausible est que la glande pylorique est une glande digestive spéciale, distincte du foie et cumulant peut-être avec ses fonctions principales celles d'un organe excréteur ».

LAHILLE [49] (1890), dans ses recherches d'ensemble sur les Tuniciers, décrit la glande chez toutes les espèces qu'il étudie. Il signale, en particulier chez *Diazona violacea*, des ampoules volumineuses, arrondies, renfermant dans leur intérieur des concrétions brunâtres et il remarque, comme DELLA VALLE, sur le canal collecteur de la glande de *Distaplia magnilarva*, une volumineuse vessie formée de cellules à contours polygonaux. Il désigne la glande pylorique sous le nom de « glande rénale », ce qui laisse penser qu'il la considère comme un rein, sans toutefois l'énoncer explicitement.

PIZON [66] (1893) étudie la formation de l'organe réfringent dans la blastogénèse des Botryllidés. Plus tard [67] (1898), il le décrit chez la *Ctenicella lebruni* (*Paramolgula gregaria*). Partageant l'opinion de HUXLEY, il le considère comme un véritable appareil chylifère qui ne sécrète rien, mais se charge simplement d'absorber les produits de la digestion qui sont assimilables et qui n'ont pas été absorbés par les parois de l'intestin, ces produits étant ensuite restitués au sang.

H. VON WINIWARTER [88], en 1896, fait paraître sa « Note sur la glande annexe du tube digestif des Ascidies simples », dans laquelle il fait une revue très succincte de la question. Il étudie la glande chez *Corella parallelogramma* et chez *Phallusia scabra* (*Ascidia aspersa*), et décrit sa topographie par le moyen de coupes transversales successives. Il constate, chez *Corella*, la présence de canaux excréteurs multiples (5 à 6 en moyenne) se jetant en plein estomac par des orifices distincts, alors que, chez *Phallusia scabra*, il n'y a généralement que deux canaux excréteurs. Les tubes sont formés par une

couche unique de cellules à noyaux ovalaires, leur contenu est parfois fortement granuleux et peut présenter çà et là de véritables calculs. Il considère en définitive cette glande comme une glande composée, à canaux excréteurs multiples, jouant un rôle dans la digestion.

SEELIGER [76], dans le *Bronn's Tierreich* (1901-1904), consacre un long paragraphe à la glande pylorique qu'il appelle « darmum-spinnende Drüse » et dans lequel il résume les connaissances acquises à son sujet. Il distingue un canal excréteur, des petits canaux et des dilatations terminales aveugles. Les ramifications des tubules peuvent présenter deux aspects: un aspect en réseau, un aspect en arborisations. Histologiquement, la glande est tapissée par un épithélium qui, dans les gros canaux, est prismatique et plus haut que dans les petits canaux où il est presque cubique. Dans les ampoules, les cellules, plates, ne semblent pas présenter de cils, mais il y a des cils distincts au niveau de l'entrée des ampoules.

On peut encore citer, à peu près à la même époque, les travaux de DAHLGRUN [14] (1901) sur l'excrétion chez les Tuniciers, ceux de TODARO [78, 80] (1902) sur la Salpe, chez laquelle cet auteur décrit trois paires de diverticules du tube digestif qui ont le pouvoir de prendre le carmin d'indigo : la première dans le pharynx, la seconde dans l'œsophage, la troisième étant la glande pylorique, et enfin le travail de WILLEY [87] (1893), qui homologue la glande pylorique avec le cæcum hépatique de l'Amphioxus.

ISERT [37] (1903) consacre une longue étude à la glande pylorique du *Microcosmus vulgaris*. Elle s'étend sur tout le tube digestif, depuis l'œsophage jusqu'au rectum, elle présente des canaux ramifiés, des ampoules en cul-de-sac et un canal excréteur très court. Au niveau de l'intestin moyen, la glande est ramifiée en forme d'arborisations qui se terminent dans des ampoules. Autour de l'œsophage, de l'estomac, du foie et du rectum la glande est en forme de réseau. Les canaux sont souvent accolés aux vaisseaux sanguins qu'ils entourent complètement, en formant en quelque sorte la paroi de ces derniers. Dans ce travail (d'ailleurs un peu touffu), on trouve quelques indications sur l'histologie de la glande. Les canaux sont revêtus par un épithélium composé de cellules sombres dont le protoplasma apparaît simplement foncé et grenu et de cellules claires dont le protoplasma montre une structure alvéolaire et contient, à côté du noyau, de petits grains arrondis verts ou jaunes et très réfringents. Le canal excréteur est composé de cellules plus hautes dont l'apex est souvent clair et porte une sphère qui semble se détacher. Au niveau de l'embouchure de petits canaux, dans les canaux collecteurs et dans les branches principales de ceux-ci, ISERT a vu des cils longs et distincts. Les ampoules sont formées de grandes cellules plates qui ne paraissent pas ciliées. De ces constatations histologiques, il conclut que la glande pylorique est douée d'une activité sécrétoire et qu'elle doit correspondre au pancréas des animaux supérieurs.

A la suite de tous ces travaux, tout paraissait avoir été dit sur la glande pylorique, à l'exception bien entendu de son rôle fonctionnel qui n'était toujours pas connu; et pendant de nombreuses années, l'étude de cette formation fut négligée. A peine peut-on citer DAUMEZON [16] (1909) qui, dans sa thèse sur les Synascidies du golfe de Marseille, la décrit chez *Distoma tridentatum* (*Eudistoma tridentatum*) et consacre quelques lignes à son embryologie.

Ce n'est qu'en 1910 qu'un nouveau mémoire est publié sur cette question. Il est dû à COLTON [12], qui étudie la glande chez *Botryllus schlosseri*, chez lequel elle se compose

d'ampoules, de tubules rectaux et d'un canal collecteur. L'auteur donne peu de renseignements histologiques, il décrit cependant, dans les ampoules, des cellules plates qui portent un long flagelle; il croit d'ailleurs que la glande est ciliée chez tous les Tuniciers. Il porte spécialement son attention sur la terminaison des tubules rectaux et il ne peut pas affirmer qu'il y a quelque communication entre les espaces sanguins du Botrylle et la lumière de la glande pylorique. Il ajoute que cette dernière naît comme une évagination de l'estomac. Afin de déterminer la fonction de l'organe, COLTON fait quelques expériences. Il met des spécimens de diverses espèces, *Botryllus*, *Molgula*, *Ascidia*, *Styela*, dans divers colorants et étudie les réactions de la glande pylorique. Ses expériences sont peu concluantes, il remarque toutefois que le carmin d'indigo pénètre dans la glande de *Styela*. Passant à la discussion de ses propres résultats et de ceux de ses prédécesseurs, COLTON conclut : « Quoique la glande en question puisse avoir d'autres fonctions, sa structure et ses propriétés semblent indiquer que c'est le rein d'excrétion des Tuniciers et qu'elle est, par détour, homologue du foie des Vertébrés.

AZÉMA [1] (1930), au cours de ses recherches sur l'excrétion chez les Ascidies, a été amené à étudier la glande pylorique. Il observe, chez beaucoup de *Pyuridæ* et de *Styelidæ*, une « sécrétion holocrine » au niveau de l'épithélium des ampoules pyloriques. Chez les *Ascidiiidæ*, où il n'en est pas de même, il conclut, malgré certaines ressemblances, à l'indépendance des vésicules rénales et de la glande pylorique. Il pense que, chez *Dendrodia grossularia* et chez les *Ascidiiidæ*, la glande peut jouer un rôle dans l'excrétion; ailleurs, il dit n'avoir pas de documents suffisants pour conclure. Malheureusement, AZÉMA, disparu tragiquement, ne put mener à bien son étude.

BERRILL [3] (1947), dans un article sur le développement de *Ciona intestinalis*, rappelle que la fonction de la glande est toujours inconnue.

Enfin, récemment, BRIEN [7] (1948) fait le résumé de nos connaissances actuelles sur la glande pylorique.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

I. — MATÉRIEL

Au point de vue anatomique et histologique, j'ai examiné le plus grand nombre possible d'espèces afin de faire, chez ces dernières, l'étude de l'anatomie comparée de la glande pylorique. Chaque espèce a été étudiée sur le vivant et sur du matériel fixé, et j'ai examiné un ou plusieurs représentants de presque toutes les familles d'Ascidies.

Une grande partie des échantillons examinés a été récoltée dans la région de Marseille :

Cystodites delle chiaiei (Della Valle).
Amaroucium densum (Giard).
Amaroucium proliferum (Milne-Edwards).
Amaroucium turbinatum (Savigny).
Didemnum dentatum (Della Valle).
Didemnum fulgens (Milne-Edwards).
Didemnum lahillei (Hartmeyer).
Didemnum maculosum (Milne-Edwards).
Didemnum perforatum (Giard).
Diplosoma gelatinosum (Milne-Edwards).

Lissoclinum pseudoleptoclinum (Drasche).
Polysyncraton lacazei (Giard).
Ciona intestinalis (Linné).
Diazona violacea (Savigny).
Halocynthia papillosa (Linné).
Microcosmus sulcatus (Coquebert).
Distomus variolosus (Gaertner).
Styela plicata (Lesueur).
Botryllus schlosseri (Pallas).

Une partie importante du matériel a été recueillie au cours de différents séjours à Dinard et, en particulier :

<i>Clavelina lepadiformis</i> (Müller).	<i>Ascidia virginea</i> (Müller).
<i>Polyclinum aurantium</i> (Milne-Edwards).	<i>Microcosmus claudicans</i> (Savigny).
<i>Amaroucium areolatum</i> (Delle Chiaje).	<i>Pyura savignyi</i> (Philippi).
<i>Amaroucium nordmani</i> (Milne-Edwards).	<i>Pyura squamulosa</i> (Alder).
<i>Aplidium pallidum</i> (Verrill).	<i>Dendrodoa grossularia</i> (Van Beneden).
<i>Synoicum argus</i> (Milne-Edwards).	<i>Molgula manhattensis</i> (de Kay).
<i>Ascidia aspersa</i> (Müller).	<i>Molgula oculata</i> Forbes.
<i>Ascidia mentula</i> (Müller).	

A Banyuls, j'ai eu des spécimens de :

<i>Eudistoma tridentatum</i> (Heiden).	<i>Polycarpa pomaria</i> (Savigny).
<i>Perophoropsis herdmani</i> (Lahille).	<i>Styela partita</i> (Stimpson).
<i>Ctenicella appendiculata</i> (Heller) Lacaze-Duthiers.	

Les Tuniciers pélagiques et, en particulier, *Salpa maxima* Forskal et *Salpa fusiformis* Cuvier, m'ont été procurés à Villefranche grâce à l'obligeance de M. TRÉGOUBOFF.

J'ai pu examiner des échantillons d'Ascidies exotiques des côtes d'Afrique (*Eudistoma*, *Distaplia*), provenant de la collection de M. le Prof. PÉRÈS, qui, de plus, a mis obligeamment à ma disposition un très grand nombre de coupes d'Ascidies qui lui avaient servi pour des recherches personnelles, et qui m'ont été d'une grande utilité.

D'autre part, pour la partie expérimentale, je me suis adressé à des espèces très répandues : *Ciona intestinalis* chez qui les résultats sont malheureusement médiocres en raison de la nature même de la glande pylorique, *Ascidia aspersa* et *Ascidia mentula*, *Molgula manhattensis*, *Botryllus schlosseri*, quelques *Didemnidæ* et quelques *Polyclinidæ*. Mais c'est surtout *Styela plicata*, que j'ai pu me procurer en abondance dans le port de Cannes, qui a servi de base à mon étude expérimentale. J'ai expérimenté sur des espèces assez diverses pour m'assurer de la généralité relative des résultats obtenus avec les espèces sur lesquelles le plus grand nombre d'expériences a été fait.

II. — TECHNIQUE

Les techniques d'expériences d'ingestion et d'injection seront exposées à part, dans le chapitre relatif à la partie expérimentale.

Une grande partie des examens a été faite sur le vivant. Pour les Ascidies coloniales, on isole les zoïdes des cornus par dilacération prudente, et on les examine directement entre lame et lamelle. Les petites Ascidies simples (*Clavelina*, *Perophoropsis*) doivent être détachées et peuvent être ensuite examinées en entier. Pour les grosses Ascidies simples (*Styela*, *Pyura*...), il faut disséquer et isoler le tube digestif; on fait, aux différents niveaux de ce dernier et à la périphérie, des coupes très tangentielles que l'on monte dans une goutte d'eau de mer. Afin d'éviter les causes d'erreurs dues à la cytolysé des tissus, j'ai fait de très nombreuses préparations, celles-ci étant mises de côté avant même l'apparition des premiers signes de cytolysé.

J'ai complété les données fournies par l'examen sur le vivant par l'emploi des colorations vitales et postvitales, avec le rouge neutre, le sulfate et le chlorhydrate de bleu de Nil.

Au point de vue histologique et cytologique, j'ai employé des méthodes courantes.

Pour la fixation, j'ai utilisé surtout le Bouin-Hollande (sans acide acétique) qui m'a donné

les meilleurs résultats. Cependant, l'acide picrique a tendance à dissoudre certaines concrétions contenues dans la glande pylorique, c'est pourquoi il est nécessaire de faire une fixation assez rapide, d'une durée de 24 à 48 heures. Je me suis servi aussi du formol neutre demi-salé, des fixateurs de Flemming, de Zenker, de Helly, de Carnoy et, enfin, de celui de Benoit pour l'étude du chondriome. J'ai pratiqué l'imprégnation argentique, selon la méthode de Ramon y Cajal, au nitrate d'urane.

L'inclusion a été faite, selon le procédé classique, à la paraffine, mais pour les très petites Ascidies, j'ai employé la double inclusion à la gélose.

Pour les colorations, j'ai utilisé les techniques normales : le bleu de toluidine pour la recherche des cellules à mucus, l'hémalum-éosine (avec orange G), le trichromique de Ramon y Cajal, le procédé de Masson modifié par Foot (hématoxyline de Regaud, fuchsine acide, vert lumière). J'ai étudié le chondriome à l'aide de la technique d'Altmann, avec différenciation à l'aurantia, et par les procédés dérivés de cette technique : la modification de Benoit au vert lumière et la méthode de Gabe au picrate de vert de méthyle.

J'ai effectué quelques recherches histochimiques. La réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck a été employée pour l'étude des modifications nucléaires dont l'épithélium pylorique est le siège. J'ai utilisé la réaction à la pyronine vert de méthyle (BRACHET [5]) pour l'étude des ribonucléoprotéines. J'ai fait la recherche des phosphatases au niveau de la muqueuse digestive et de la glande pylorique, chez certaines espèces d'Ascidies, avec le procédé de GOMORI [26], et la recherche du calcium avec la réaction au nitrate de cobalt. La réaction à l'acide sulfurique, utilisée sur matériel frais, m'a permis de détecter les pigments du groupe des caroténoïdes. La réaction de Bauer m'a servi pour essayer de mettre en évidence, sans succès d'ailleurs, le glycogène au niveau de prétendues cellules à glycogène de la muqueuse digestive de *Ciona intestinalis*.

J'ai essayé de déterminer la nature des concrétions pyloriques par les caractères de solubilité, par l'examen en lumière polarisée (nicols et microscope polarisant), et par l'emploi des différentes réactions des protides. Enfin, le microscope à contraste de phases m'a permis l'étude de la ciliature des épithéliums.

ÉTUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE DE *STYELA PLICATA* Lesueur

Je prendrai comme type d'étude la glande pylorique de *Styela plicata* Lesueur pour les raisons suivantes :

- 1° Cette espèce, étant très commune en Méditerranée, est très facile à se procurer.
- 2° La glande pylorique y est particulièrement développée et d'observation très facile.
- 3° Les résultats expérimentaux y sont les meilleurs et les plus démonstratifs.
- 4° Enfin, *Styela plicata* est une des Ascidies supportant le mieux la vie en captivité.

Rappel topographique de la structure du tube digestif.

Le tube digestif de *Styela plicata*, comme celui d'ailleurs de tous les Stolidobranches, se trouve situé latéralement, par rapport à la branchie, sur son côté gauche. Il comprend un œsophage, un estomac, un intestin moyen et un intestin terminal ou rectum (fig. 1 A).

L'œsophage, assez long (environ le tiers de la longueur de l'estomac) et incurvé, commence au niveau de l'aire œsophagienne située à la partie postérieure et dorsale du pharynx. Sa face externe est lisse, mais il présente sur sa paroi interne un sillon longitudinal dorsal que l'on a considéré comme un prolongement du raphé dorsal.

L'estomac se présente comme une dilatation ovoïde du tube digestif, dont l'extrémité

amincie se prolonge par l'intestin, l'autre recevant l'œsophage. L'estomac, de coloration plus foncée que le reste du tube digestif, est extérieurement lisse. Sa face interne porte de nombreux plis longitudinaux visibles de l'extérieur par transparence; la différence de coloration qui en résulte donne un aspect cannelé à l'estomac. Les plis, en nombre variable (en moyenne 34), ne sont pas rigoureusement parallèles à l'axe longitudinal de l'estomac, mais tordus en hélice. LACAZE-DUTHIERS et DELAGE [48] ont décrit, sur la face interne de l'estomac de *Styela coriacea* (Ald. et Hanc.), une profonde gouttière stomacale dorsale qui continue le sillon longitudinal dorsal œsophagien. Je n'ai pas retrouvé une disposition analogue chez *Styela plicata*, où l'on voit, du côté de la grande courbure de l'estomac, un pli très saillant dont une face, convexe, paraît lisse et de couleur blanchâtre; l'autre face, concave et enroulée, portant quelques plis (souvent 4) pareils à ceux qui tapissent le reste de l'estomac. Cette formation s'arrête à l'extrémité postérieure de ce

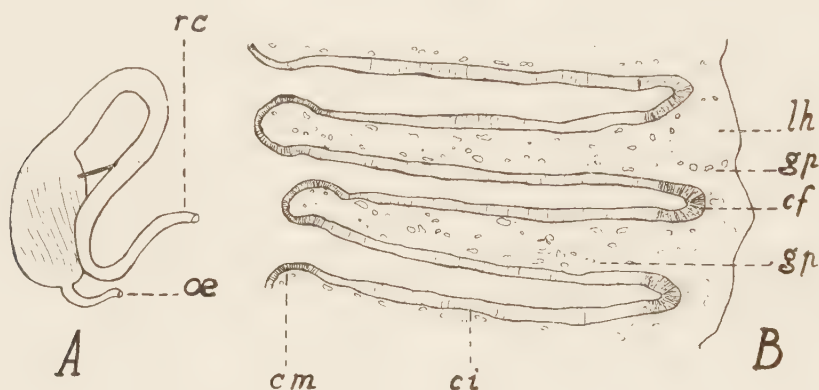


FIG. 1. — A. Tube digestif de *Styela plicata* : œ, œsophage; rc, rectum ($\times 2$). — B. Coupe transversale des plis de l'estomac de *Styela plicata* montrant la zonation des cellules : cf, cellules du fond des plis; ci, cellules à inclusions; cm, cellules à mucus; gp, glande pylorique; lh, lacunes hémolympatiques. ($\times 50$.)

dernier. Au niveau du tiers postérieur de l'estomac, on voit le débouché du « canal collecteur » de la glande pylorique.

L'intestin moyen fait suite à l'estomac sans délimitation externe visible. Il décrit assez rapidement une première courbure à concavité antérieure puis, après un trajet plus long, une deuxième courbure à concavité postérieure. Il revient en arrière en longeant l'estomac avant de former une dernière anse à concavité orientée vers l'avant; il est à ce niveau presque en contact avec l'œsophage. C'est à peu près à égale distance, entre la deuxième et la troisième courbure, que se trouve le point de départ du canal collecteur de la glande pylorique. Nous verrons que c'est dans la région de l'intestin moyen que cette dernière présente son développement maximum.

L'intestin terminal ou rectum ne présente pas de grandes particularités. Son diamètre est inférieur à celui de l'intestin moyen et il diminue progressivement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de celui-ci. Le rectum est légèrement incurvé vers la face dorsale et il se termine par l'anus qui débouche dans la cavité cloacale. D'aspect festonné, ce dernier présente généralement neuf lobes.

On voit donc que, dans son ensemble, l'intestin décrit un S allongé et aplati dans le sens antéro-postérieur.

Il existe au niveau de l'intestin une formation que l'on appelle le typhlosolis. Il se présente comme un cordon plein, longitudinal, visible sur toute la longueur de l'intestin et faisant saillie dans sa lumière. Il contient de nombreuses lacunes sanguines. Chez de nombreuses espèces, on a décrit ce typhlosolis comme un prolongement de la gouttière stomacale dorsale. Il ne semble pas que, chez *Styela plicata*, il continue directement le grand pli signalé plus haut au niveau de l'estomac.

Etude histologique des différentes parties du tube digestif normal.

On possède peu de données récentes sur l'histologie du tube digestif des Ascidies et, plus spécialement, des *Styelidæ*. Nos connaissances remontent à LACAZE-DUTHIERS [47] (1877) et à ROULE [73] (1885). Plus récemment, YONGE [89] (1925) a repris l'étude histologique du tube digestif, mais chez *Ciona intestinalis*. Il me paraît donc nécessaire d'étudier rapidement les particularités histologiques des différentes parties constitutives de l'anse digestive de *Styela plicata*.

Une première remarque très importante s'impose d'abord : à savoir que l'ensemble du tube digestif, depuis l'œsophage jusqu'au rectum, est entouré par une gaine de tissu conjonctif lacuneux relativement épaisse, dans laquelle se trouvent les ampoules et les tubules de la glande pylorique et de nombreuses lacunes vasculaires. Cette gaine conjonctive adhère intimement au tube digestif et elle vient avec ce dernier lorsqu'on l'extériorise.

ŒSOPHAGE. — L'œsophage est tapissé intérieurement par un épithélium unistratifié, cilié, composé de hautes cellules cylindriques. On décrit classiquement dans l'épithélium de l'œsophage deux sortes de cellules, des cellules ciliées et des cellules muqueuses. Je n'ai trouvé, chez *Styela plicata*, qu'une sorte de cellules : des cellules à mucus pourvues de longs cils. Ces cellules (fig. 2 a) sont hautes, elles ont un noyau ovalaire renfermant de gros grains de chromatine bien visibles. Ce noyau est situé au niveau du tiers basal de la cellule. Le cytoplasme présente un aspect différent suivant les régions de la cellule ; dans la zone comprise entre la basale et le noyau, il est finement granuleux, coloré en bleu foncé par le bleu de toluidine. A partir du noyau jusqu'à la région apicale, le cytoplasme contient de nombreux grains métachromatiques de mucus. Ce mucus, à l'apex de la cellule, forme souvent un amas dense en forme de bouchon. On voit à ce niveau un bouquet de cils nombreux et très développés. Bien que l'aspect de ces cellules à mucus soit partout le même, leur hauteur varie suivant les régions de l'œsophage examinées. Elles sont plus hautes et le mucus y est beaucoup plus abondant dans le fond des sillons. Plus le mucus est abondant, plus le noyau est rejeté vers la base de la cellule. Ce fait est particulièrement frappant, avec un faible grossissement avec lequel on voit la ligne sombre des noyaux délimiter une zone basale colorée en bleu franc par le bleu de toluidine, et une zone apicale métachromatique colorée en violet.

ESTOMAC. — ROULE [73] a décrit dans l'épithélium de l'estomac des *Styelidæ*, dépourvu de cils vibratiles, d'après lui, deux sortes de cellules : des cellules qui con-

tiennent de nombreuses gouttelettes jaune verdâtre réduisant l'acide osmique et des cellules entièrement hyalines, possédant l'aspect typique des cellules calicinales à mucus. YONGE, chez *Ciona intestinalis*, nie l'existence de cellules à mucus et décrit des cellules épithéliales indifférenciées absorbantes, des cellules sécrétrices des enzymes digestives et de grosses cellules rondes à glycogène.

Chez *Styela plicata*, l'épithélium de l'estomac est un épithélium unistratifié composé de cellules cylindriques hautes. J'y ai distingué deux sortes principales de cellules : des cellules à mucus et des cellules contenant de nombreuses inclusions.

1° *Cellules à mucus* (fig. 2 b) : bien mises en évidence par la coloration au bleu de

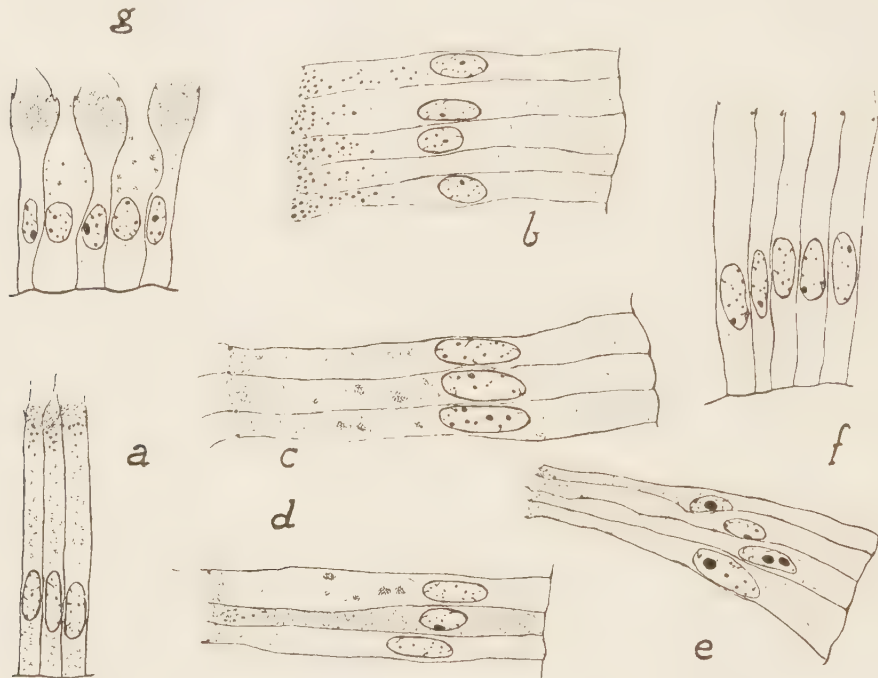


Fig. 2. — Histologie du tube digestif de *Styela plicata*. — a, cellules muqueuses de l'œsophage; b, cellules muqueuses de l'estomac; c, cellules à inclusions de l'estomac; d, *idem*, avec une cellule jeune; e, cellules du fond des plis, zone de multiplication cellulaire (?); f, cellules à inclusions de l'intestin moyen; g, épithélium du rectum avec les 2 types de cellules. ($\times 1\,240$.)

toluidine, ces cellules sont réparties par zones, principalement au sommet des plis de l'estomac où leur disposition très régulière donne à l'épithélium un aspect en palissade. De hauteur moyenne, elles ont un noyau ovale situé à leur partie médiane, à chromatine bien visible et à petit nucléole. A leur partie basale, le cytoplasme relativement clair est d'aspect réticulé. Dans leur région apicale, ces cellules présentent de petits grains métachromatiques de mucus dont la densité augmente à mesure que l'on va vers l'apex, où ils forment de gros amas. Ces cellules sont pourvues de cils de longueur moyenne.

2° *Cellules à inclusions* : beaucoup plus hautes que les précédentes, ces cellules (fig. 2 c) ont un gros noyau ovale très allongé, situé au niveau de leur tiers basal, à

grains de chromatine bien distincts et à très petit nucléole. Le cytoplasme, près de la basale, est dense et granuleux; il s'éclaircit à mesure que l'on s'approche du noyau et il se condense en petits amas. Au-delà du noyau, en allant vers la région apicale, le cytoplasme se charge de nombreux grains homogènes, arrondis, qui se colorent en vert par la triple coloration de Masson. Ces grains, de dimensions variables, sont souvent situés au sein d'une vacuole. S'agit-il de grains de sécrétion ? Cela paraît probable. On voit quelquefois à l'apex de ces cellules, et libres dans la lumière de l'estomac, de grosses bulles hyalines. A leur partie apicale, ces cellules portent une bordure de cils, denses, assez longs et disposés circulairement sur leur pourtour. Ces cils paraissent colorés en vert par le Masson, vraisemblablement par la sécrétion expulsée de la cellule.

On voit, disséminées parmi les cellules précédentes, des cellules facilement reconnaissables à leur coloration beaucoup plus foncée (fig. 2 *d*). Leur noyau, légèrement plus petit que celui des cellules qui viennent d'être étudiées, est plus arrondi et a un nucléole plus gros, la chromatine y est plus rare. Il est généralement situé plus près de la base de la cellule. Leur cytoplasme est beaucoup plus basophile et forme par endroits de petits amas; on y voit souvent une ou plusieurs grosses vacuoles, dont certaines contiennent des grains arrondis. Ces cellules sont ciliées. Elles représentent sans doute un stade jeune des cellules précédentes ou, peut-être, un autre type cellulaire voisin, de rôle légèrement différent.

La face lisse et convexe du grand pli stomacal décrit plus haut présente une structure histologique un peu particulière. L'épithélium y est assez régulièrement festonné, il est composé de cellules dont le cytoplasme très clair contient de grandes vacuoles. Dans le fond des petites dépressions que présente l'épithélium, ces cellules, qui sont ciliées, sont disposées comme les écailles d'un bulbe de lis (fig. 3 *a*), alors qu'elles sont divergentes au sommet des festons. Leur cytoplasme contient de petits grains métachromatiques, c'est pourquoi je pense qu'il s'agit de cellules à mucus.

Sur les coupes transversales, on voit très bien la disposition des différents types de cellules au niveau des plis de l'estomac (fig. 1 *B*). On peut distinguer trois zones très nettement délimitées : sur les crêtes des plis l'épithélium est uniquement composé de cellules à mucus, sur les deux versants il est formé de cellules à inclusions, enfin le fond des sillons présente un aspect très différent, caractérisé par la basophilie plus grande du cytoplasme des cellules. A ce niveau, les cellules sont souvent si entassées que la coupe donne parfois l'illusion d'un épithélium stratifié. Leur cytoplasme est très basophile et homogène; leur noyau présente fréquemment un ou plusieurs gros nucléoles (fig. 2 *e*). Les images de divisions nucléaires sont nombreuses, c'est pourquoi je pense que cette zone du fond des sillons représente une région de multiplication cellulaire intensive pourvoyant de façon continue au remplacement des cellules stomacales évoluées et qui ont pu être frappées de dégénérescence. On voit presque toujours, dans le tissu conjonctif péridigestif qui entoure cette zone et au contact de la basale de l'épithélium, des cellules hémolympatiques à gros grains réfringents.

Enfin, sur les versants des plis, là où l'épithélium est composé de cellules à inclusions, on voit cet épithélium s'aplatir brusquement et former de petites dépressions. Les cellules y présentent un cytoplasme très peu colorable. YONGE a signalé cet aspect chez *Ciona intestinalis* et il pense que ces dépressions sont probablement le siège de formation de jeunes cellules qui remplacent celles qui sont détruites. Je ne souscrirai pas à cette

opinion, car, à ce niveau, les cellules n'ont pas les caractères de cellules embryonnaires et il est plus naturel de supposer qu'il s'agit de cellules ayant terminé leur évolution et en voie de dégénérescence. D'ailleurs, j'ai déjà décrit dans le fond des plis ce que je considère, avec preuves à l'appui, comme étant la zone de remplacement cellulaire.

Je n'ai pas vu dans l'épithélium stomacal de *Styela plicata* de cellules à glycogène.

INTESTIN MOYEN. — Comme le reste du tube digestif, l'intestin moyen est tapissé par un épithélium cylindrique à une seule couche de cellules.

Au niveau de l'union de l'estomac et de l'intestin, l'épithélium est constitué exclusivement de cellules à mucus analogues à celles que l'on trouve sur les crêtes des plis stomacaux. Ce sont des cellules hautes à noyau ovalaire, médian, à chromatine répartie en petits grains distincts. Le cytoplasme basal est finement granuleux. Au-dessus du noyau, on voit une zone où le cytoplasme est très clair; puis il redevient granuleux et l'apex de la cellule est rempli d'un bouchon de mucus. Ces cellules sont pourvues de longs cils.

Ensuite, l'épithélium s'élève légèrement et il est formé de très hautes cellules cylindriques à noyau ovalaire et basal. Au-dessus du noyau, le cytoplasme a un aspect très caractéristique. Il contient de nombreux grains arrondis, colorés le plus souvent en vert par le Masson, mais quelquefois de couleur rouge brique. Ces grains sont assez fréquemment situés au sein d'une vacuole dont le diamètre est beaucoup plus grand que celui des grains (fig. 2 f). Dans certains cas, le cytoplasme présente de très grosses vacuoles qui occupent toute la largeur de la cellule et qui sont empilées les unes sur les autres. Il y a parfois, à l'apex des cellules, de grosses bulles hyalines libres dans la lumière intestinale. Ces cellules à inclusions ressemblent énormément à celles décrites au niveau de l'épithélium de l'estomac, elles sont seulement un peu plus larges et moins tassées.

En certains endroits, l'épithélium intestinal est formé de cellules qui présentent un aspect très particulier. Ces dernières, qui sont des cellules du type qui vient d'être décrit, sont caractérisées par des modifications très curieuses du noyau. Celui-ci présente une chromatine diffuse et il est entouré d'une auréole claire, au sein de laquelle il paraît contracté. Le cytoplasme, à la base des cellules, adsorbe intensément le magenta, l'orange G et la fuchsine acide; ailleurs, il contient quelques grains colorés par le Masson très rarement en vert, beaucoup plus souvent en rouge. Cette modification de l'épithélium intestinal est un phénomène qui se rencontre d'une manière beaucoup plus nette chez de nombreuses autres Ascidies, ainsi que nous le verrons ultérieurement. Nous remarquerons, dès maintenant, qu'à ce niveau la glande pylorique est extrêmement développée.

Il y a, intercalées entre les cellules à inclusions et comprimées par elles, des cellules à mucus qui sont plus hautes que celles de l'estomac et que celles du début de l'intestin.

Sur les coupes transversales, on remarque une zone en forme de sillon, reconnaissable à sa coloration plus foncée. Sa structure est analogue à celle observée au niveau des sillons de l'estomac. Les cellules très entassées donnent la fausse apparence d'être disposées sur plusieurs couches; leur cytoplasme est densément basophile, leur noyau présente un ou plusieurs gros nucléoles. Cette zone est sans doute encore une zone de multiplication cellulaire.

RECTUM. — Au niveau du rectum, l'épithélium s'aplatit, il est composé de deux sortes de cellules :

1° Des cellules à mucus (fig. 2 *g*), les plus nombreuses. Elles diffèrent très sensiblement de celles rencontrées au niveau de l'estomac et de l'intestin moyen. Elles sont plus petites, leur noyau ovalaire est plus basal et il a un nucléole assez gros. Le cytoplasme est granuleux dans toute la cellule, mais le tiers apical de cette dernière présente un gros amas de mucus et il paraît dilaté. Ces cellules portent de longs cils.

2° Des cellules, intercalées entre les cellules à mucus, facilement reconnaissables, car elles forment dans l'épithélium intestinal des taches claires (fig. 2 *g*). Leur noyau est arrondi, le nucléole est peu visible. La partie apicale de la cellule est occupée par une grosse vacuole en forme d'ampoule dans laquelle on voit quelques grains arrondis, dispersés, colorés en rouge sombre par le magenta et en vert ou en rouge par le Masson. L'apex de la cellule en forme de goulot est coïncé entre deux cellules à mucus. Ces cellules sont en somme peu différentes des cellules à inclusions précédemment décrites.

ETUDE DU CHONDRIOME. — Après fixation au fixateur de Helly, les coupes sont colorées les unes avec le procédé de Gabe (picrate de vert de méthyle), les autres avec la méthode d'Altmann modifiée (différenciation à l'aurantia).

Au niveau de l'estomac et de l'intestin moyen, dans les cellules à mucus, le chondriome est surtout localisé à la partie apicale et constitué de mitochondries et de chondriocentes; à la partie basale, au contraire, il n'y a que de rares petites mitochondries. Dans les cellules à inclusions, on voit depuis le noyau jusqu'à l'apex de très nombreuses mitochondries, très souvent en forme d'haltères; celles-ci sont fréquemment disposées en couronne autour des vacuoles. A la partie basale des cellules, il n'y a que quelques rares mitochondries.

Au niveau du rectum, la localisation des mitochondries dans les cellules à mucus est la même que précédemment. Dans les cellules à grande vacuole, on voit de grosses mitochondries disposées autour de cette vacuole.

En définitive, il semble que le revêtement épithélial, d'une extrémité à l'autre du tractus digestif, est relativement peu varié. Il comprend essentiellement des cellules à inclusions ou à grains plus ou moins régulièrement répartis et plus ou moins différents les uns des autres, et des cellules à mucus. Ces deux types fondamentaux étant sans doute d'ailleurs, au moins dans l'estomac, deux états fonctionnels successifs des mêmes éléments cellulaires. En effet, la zone de multiplication occupant le fond des sillons, les cellules produites à son niveau se trouvent progresser en direction de la partie des plis saillant dans la lumière et il semble par conséquent qu'une même cellule, d'abord sécrétrice ou absorbante, se transforme ensuite en cellule à mucus.

Si le rôle des cellules muqueuses apparaît nettement, celui des cellules à inclusions est beaucoup moins évident. Il est vraisemblable que ces derniers éléments cumulent les fonctions de sécrétion des enzymes et d'absorption des produits de la digestion. Ces cellules seraient donc à double polarité. Cependant, la fonction absorbante est sans doute plus particulièrement dévolue aux cellules à noyau contracté, particulier de l'intestin moyen.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE LA GLANDE PYLORIQUE NORMALE

Examen de la glande pylorique sur le vivant.

Sur un tube digestif isolé de *Styela plicata*, la glande pylorique est très visible à la loupe binoculaire, même avec un faible grossissement ($\times 20$). Elle se présente comme un fin réseau de tubules et de dilatations d'aspect réfringent situés dans le tissu conjonctif

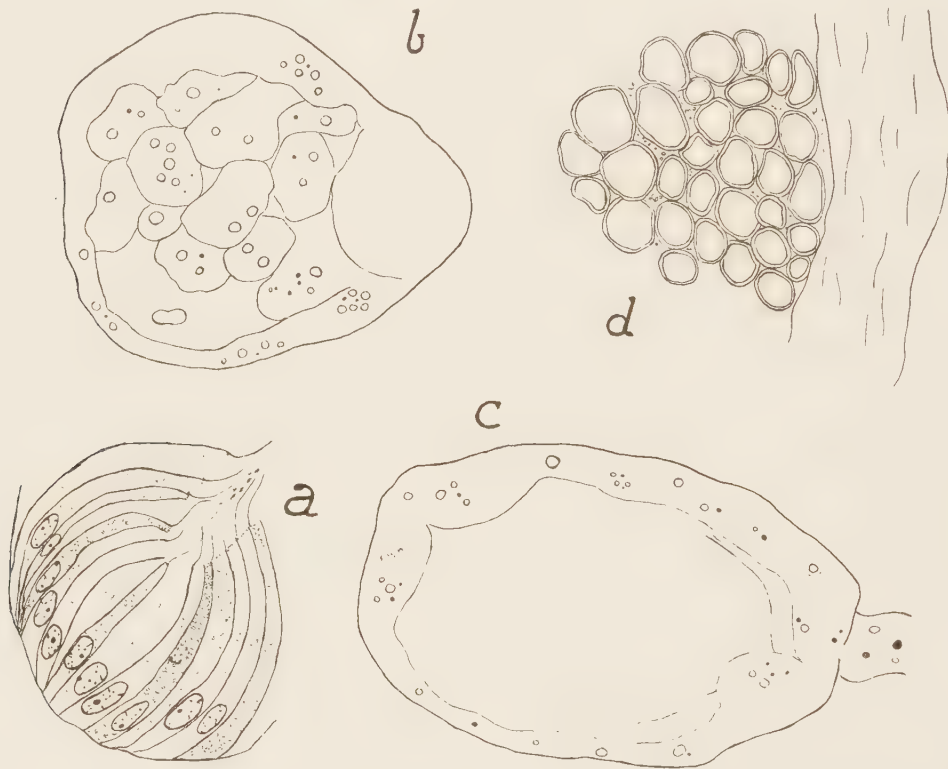


FIG. 3. — *Styela plicata*. — a, épithélium de l'estomac, dépression en « bulbe de lis »; b, ampoule pylorique vue sur le vivant, stade compact; c, *idem*, stade avec grande lumière; d, ampoules pyloriques de la région de l'intestin moyen vues sur le vivant, « zone des ampoules contiguës ». ($\times 1100$, sauf d : $\times 135$.)

péridigestif. Pour étudier cette glande avec un fort grossissement, il suffit de faire des coupes très tangentielle du tube digestif. Avec une pince à disséquer très fine, on saisit le tissu conjonctif péridigestif et, effectuant une légère traction pour tendre ce dernier, on coupe avec des ciseaux fins la base du cône ainsi formé. On met le fragment dans une goutte d'eau de mer et on examine entre lame et lamelle.

La glande pylorique chez *Styela plicata* est extrêmement développée, elle s'étend tout autour et tout le long du tube digestif, depuis le début de l'œsophage jusqu'à l'extré-

mité tout à fait terminale du rectum. On peut y distinguer trois éléments constitutifs : 1° des dilatations ampulliformes ou ampoules; 2° des tubules; 3° des canaux que j'appellerai canaux secondaires. Schématiquement, il semble que les ampoules se prolongent par les tubules, et que ceux-ci s'anastomosent entre eux et se jettent dans d'autres tubules de calibre plus gros ou canaux. Ces canaux se dirigent vers la région médiane de l'intestin moyen où ils donnent naissance à un canal, dit collecteur, qui se détache de l'intestin et va vers la région pylorique de l'estomac, où il se jette dans une dépression en forme d'infundibulum. La glande pylorique est particulièrement dense au niveau du point de départ de ce « canal collecteur ».

AMPOULES PYLORIQUES. — Avec un fort grossissement ($\times 1\,160$), les ampoules présentent des aspects différents qui semblent correspondre à des stades d'évolution différents, ce qui permet de conclure à la présence d'un cycle au niveau de la glande pylorique. Sans que l'on puisse dès maintenant rien préjuger de la réalité de ce cycle et de la succession réelle des différentes phases observées, on peut décrire :

1° Un aspect compact dans lequel les ampoules paraissent dépourvues de lumière. L'épithélium qui les limite est formé de cellules à contour polygonal contenant de nombreuses granulations qui sont alors de deux types : les unes réfringentes, assez grosses et non pigmentées, et les autres également réfringentes, mais plus petites et imprégnées de pigment jaunâtre caroténoïde. On vérifie aisément la nature caroténoïde de ce pigment par la coloration bleu intense que prennent ces granulations, par l'addition à la préparation d'une goutte d'acide sulfurique concentré. La proportion respective de ces deux types de granulations paraît varier suivant les aspects des ampoules et, ainsi que nous le verrons, suivant les régions du tube digestif examinées.

Vues par leur surface, les ampoules de ce stade compact montrent que les cellules y sont très grandes et bien délimitées (fig. 3 *b*); les noyaux sont invisibles, mais leur pourtour est marqué; le cytoplasme est finement granuleux.

2° Un aspect dissymétrique (fig. 4 *a*). Il semble qu'il apparaisse un début de lumière au centre de l'ampoule qui paraît nettement dissymétrique et dans laquelle on peut distinguer deux hémisphères. Un des hémisphères est constitué par un amas de cellules pluristratifiées, contenant des inclusions incolores et d'autres pigmentées. La suite de l'évolution montre que l'épithélium du premier hémisphère devient à son tour unistratifié, tandis que l'épithélium du deuxième hémisphère s'amincit et tend vers la structure syncytiale (fig. 4 *a*). A ce moment-là, il paraît s'individualiser dans la lumière de l'ampoule d'énormes boules réfringentes, hyalines, contenant ou non des inclusions sphériques incolores et quelques granulations pigmentaires. On voit, par ailleurs, apparaître dans la lumière de minces trabécules que j'appellerai des tractus cytoplasmiques et sur lesquels je reviendrai plus en détail plus loin.

3° Un aspect avec épithélium aminci et grande lumière centrale (fig. 3 *c*). L'épithélium est tout entier aminci et unistratifié, son cytoplasme est finement granuleux comme aux stades précédents. La structure paraît syncytiale, les limites entre les cellules observées de face étant à peu près indiscernables. Les noyaux ne sont pas visibles et on voit encore les deux types de granulations : incolores et pigmentées. Souvent, l'épithélium n'est pas uniformément aminci, mais il présente par endroits des irrégularités arrondies qui correspondent vraisemblablement à la présence des noyaux. On rencontre toujours,

à ce niveau, un amas plus ou moins important de grains réfringents des deux types déjà décrits.

Dans la lumière des ampoules, à ce stade, on voit de fins tractus plus ou moins obliques. Dans certains cas, ces filaments sont tendus comme des haubans en travers de l'ampoule. Les mouvements du liquide contenu dans cette dernière les incurvent dans un



FIG. 4.

Styela plicata. Aspects de la glande pylorique sur le vivant, montrant notamment les concrétions et les tractus cytoplasmiques. — a, ampoule pylorique au stade dissymétrique; b, ampoules pyloriques de la région œsophagienne avec concrétions amorphes; c, ampoule pylorique de la région de départ du canal collecteur avec concrétions « cristalloïdes »; d, tubule pylorique avec « boules hyalines réfringentes »; e, ampoules en chapelets de la région du rectum; f, canal secondaire avec « pseudo-flagelles »; g, canal secondaire dont la lumière est remplie de concrétions réfringentes. ($\times 825$, sauf e : $\times 550$.)

sens ou dans l'autre. Certains de ces tractus semblent avoir une extrémité libre flottant dans la lumière et apparaissent animés de mouvements pseudo-ondulants. Doit-on assimiler ces images aux longs flagelles que COLTON a décrits dans la glande pylorique de *Botryllus schlosseri* et dont il donne d'abondants dessins dans son travail [12], flagelles qu'il dit avoir retrouvés chez d'autres espèces et chez *Styela plicata*? Je ne pense pas qu'il s'agisse ici de véritables flagelles, mais bien de tractus cytoplasmiques, car une observation prolongée permet de reconnaître que l'état normal de ces tractus est l'immo-

bilité, en l'absence de contraction des tissus voisins et de courants liquides. Il m'a semblé d'ailleurs que ces tractus étaient plus visibles à mesure que la préparation vieillissait et que l'on approchait de la cytolysé, ce qui semblerait confirmer que ce sont des formations cytoplasmiques.

Au niveau de l'orifice de certaines ampoules, on voit un bourrelet formé par des cellules qui font saillie dans la lumière, ces cellules peuvent présenter des prolongements cytoplasmiques filiformes ondulant énergiquement. L'absence totale sur coupes d'infaciliature fait que je persiste à considérer ces formations comme des sortes de pseudopodes capillaires sans aucun rapport avec des structures ciliaires ou flagellaires.

4° Ampoules avec concrétions. On voit assez souvent dans les ampoules pyloriques (généralement dans les ampoules à épithélium aminci et à grande lumière) des concrétions qui peuvent se présenter sous plusieurs aspects. Ce sont tantôt des amas mamelonnés, compacts, amorphes et légèrement réfringents. Ils sont fréquemment situés au centre de l'ampoule et se prolongent souvent par un cordon dirigé vers l'orifice de sortie de cette dernière (fig. 4 *b*). Ces amas, qui englobent souvent des granulations sphériques plus réfringentes, peuvent être colorés en jaune par un pigment (vraisemblablement le même que celui des granulations caroténoïdes). Enfin, certaines ampoules présentent de véritables concrétions formées d'une substance homogène pigmentée, au centre de laquelle, en faisant varier la mise au point, on voit des inclusions réfringentes d'aspect cristalloïde et de coloration brun foncé (fig. 4 *c*).

TUBULES PYLORIQUES. — Ils se présentent sous la forme de minces cordons dont le diamètre est variable. Leur structure diffère peu de celle des ampoules et on retrouve les mêmes aspects que ceux précédemment décrits. Il y a des tubules qui, en coupe optique, paraissent pleins et présentent des granulations réfringentes de deux sortes : incolores et caroténoïdes. Il y a des tubules à épithélium aminci syncytial avec grande lumière et tractus cytoplasmiques, ce sont en somme des ampoules du stade 3 (cf. p. 207) ayant une forme de tubules. On peut y voir par endroits les concrétions en amas précédemment décrites (incolores ou pigmentées) et des boules hyalines réfringentes (fig. 4 *d*). On voit enfin des tubules dans lesquels alternent des zones avec grande lumière centrale et épithélium aplati et des zones oblitérées constituées par des cellules cohérentes formant « bouchons ». De part et d'autre de ces zones oblitérées, il semble que, dans certains cas, les cellules ont tendance à s'individualiser. Cet aspect en mosaïque des tubules pyloriques montre que la glande pylorique n'a pas une lumière continue, mais au contraire très discontinue. On voit souvent, dans les tubules, des grains réfringents hyalins ou pigmentés libres dans la lumière et agités par les mouvements du liquide intratubulaire. Etant donné que je conclus en l'absence de formations ciliaires ou flagellaires, il semble que les mouvements liquides observés dans la lumière de la glande pylorique soient conditionnées par les déplacements de l'hémolymphé dans les lacunes entourant la glande, à moins que les tractus cytoplasmiques ne soient doués de mouvements propres, ce qui n'est pas impossible, mais ce que je ne peux en aucune façon prouver.

AMPOULES EN CHAPELETS. — On rencontre assez souvent un aspect que l'on peut considérer comme intermédiaire entre les ampoules et les tubules. Ce sont des ampoules disposées en chapelet ou en chaînette. Ces ampoules à épithélium aminci et à grande

lumière, au lieu de se prolonger par un tubule de calibre beaucoup plus petit, communiquent directement avec une autre ampoule ou avec un tubule très dilaté. La structure de l'épithélium ne présente par ailleurs aucune particularité et cet aspect n'est qu'un détail anatomique qui ne semble pas avoir une grande importance fonctionnelle (fig. 2 e).

CANAUX SECONDAIRES. — De calibre nettement plus gros que les tubules pyloriques qui se déversent dans eux, les canaux secondaires se dirigent en général parallèlement à l'axe longitudinal de l'intestin. Deux de ces canaux sont particulièrement développés dans la région de l'intestin moyen où ils occupent une position diamétralement opposée. L'épithélium qui les borde est formé de hautes cellules. On remarque, comme dans les tubules, des zones oblitérées alternant avec des zones à lumière centrale. A l'extrémité d'une zone oblitérée, on peut voir des cellules qui ont tendance à s'individualiser et parfois un bouquet de « pseudo-flagelles » animés de forts battements qui entretiennent (?) un intense brassage des granulations réfringentes libres dans la lumière (fig. 4 f). Certains canaux ont leur lumière entièrement remplie de concrétions réfringentes incolores (fig. 4 g).

CANAL COLLECTEUR. — Le canal collecteur est toujours très visible et il résiste bien à la dissection. Il part à peu près du milieu de la région de l'intestin moyen comprise entre les deux premières courbures. Il est formé par la réunion de plusieurs canaux secondaires. Il chemine à l'intérieur d'une gaine conjonctive et se dirige vers l'estomac, où il débouche dans un infundibulum situé au niveau du tiers postérieur. Le plus souvent, le canal collecteur est double, quelquefois, mais rarement, triple. Ces différents troncs peuvent présenter des anastomoses.

Le canal collecteur est constitué par un épithélium formé de cellules hautes contenant des granulations caroténoïdes qui m'ont paru être plus petites que celles des ampoules et des tubules. Il ne se présente pas comme un tube creux, mais, sur la plus grande partie de son trajet, il m'est apparu plein, sa lumière étant occupée par des éléments sphériques contenant des granulations pigmentées. On rencontre souvent, dans les lumières comprises entre deux zones pleines, de grosses concrétions jaunâtres amorphes, surtout près de l'embouchure, dans l'estomac. Je reviendrai plus loin en détail sur la structure de ce canal collecteur et sur les expériences qui m'ont permis de vérifier l'absence de continuité de sa lumière.

Examen de la glande pylorique après coloration postvitale.

La coloration postvitale est obtenue en laissant pendant quelques heures, dans un cristalliseur, un tube digestif isolé, en contact avec de l'eau de mer additionnée de colorant vital. J'ai étudié l'action du sulfate de bleu de Nil, du bleu de méthylène et du rouge neutre.

1° *Avec le sulfate de bleu de Nil.* — a) Au stade compact, les lobules de la glande pylorique ne se colorent pas, mais tous les grains se colorent en bleu très foncé. Les plus gros (qui sont sans doute l'ébauche des grosses boules réfringentes) se colorent en bleu

vert. *b)* Au stade avec grande lumière et épithélium aplati, les granulations imprégnées de pigments caroténoïdes ne se colorent pas (ou très peu). En revanche, toute la lumière de la glande se colore en bleu vif tirant un peu sur le vert.

2° *Avec le bleu de méthylène.* — Les ampoules au stade avec lumière vide sont colorées en bleu pâle tirant sur le vert. Les granulations imprégnées de pigments caroténoïdes ne sont pas colorées.

3° *Avec le rouge neutre.* — *a)* Au stade compact, tous les grains sont colorés par le rouge neutre en rouge brique intense. On voit beaucoup mieux que sur le frais qu'il y a le plus souvent un espace circulaire ménagé parmi les grains, espace qui est évidemment l'emplacement du noyau. On voit très bien aussi que les lobules du type compact peuvent se continuer par des tubules ramifiés du même type. *b)* Au stade avec grande lumière et épithélium aplati, les grains caroténoïdes sont sans doute non colorés par le rouge neutre (comme par le sulfate de bleu de Nil), mais leur couleur propre empêche de l'affirmer. En revanche, le contenu de la lumière se colore en rose pâle très net, ce qui est l'indice d'un pH voisin de 7, mais plutôt dans le sens de l'acidité.

Les différents aspects de la glande pylorique que je viens de décrire se rencontrent indifféremment tout le long du tube digestif. Cependant, il est à remarquer que les ampoules avec concrétions sont plus abondantes autour de l'estomac. D'autre part, au niveau de la première portion de l'intestin moyen et de la région de départ du canal collecteur, la glande pylorique a un aspect vésiculaire particulier; elle est constituée par des ampoules à grande lumière et à épithélium aplati, jointives. J'appellerai cette région de la glande « zone des ampoules contiguës » (fig. 3 *d*).

Les différents aspects histologiques de la glande pylorique sur coupes.

A. — AU NIVEAU DE L'ŒSOPHAGE

Les ampoules et les tubules pyloriques sont disposés dans le tissu conjonctif péri-œsophagien sans systématisation, on les rencontre aussi bien au contact de l'œsophage que plus ou moins éloignés de ce dernier. Ils sont souvent situés autour des lacunes hémolymphatiques. On sait que celles-ci sont creusées directement dans le mésenchyme et qu'elles ne présentent pas d'endothélium ni de membrane propre. Les ampoules pyloriques sont donc en contact direct avec ces lacunes, elles n'en sont séparées que par une très mince pellicule de tissu conjonctif. La glande pylorique est en effet entourée par une membrane que SEELIGER appelle membrane basale et que d'autres ont décrit sous le nom de membrane anhiste. Il s'agit d'une très mince enveloppe de tissu conjonctif apparaissant sur coupes comme un fin liseré coloré en vert par la coloration de Masson, et qui présente de loin en loin quelques rares cellules conjonctives très aplaties.

On peut distinguer plusieurs aspects histologiques :

1° Des ampoules et des tubules pyloriques formés par un épithélium composé de cellules polyédriques assez hautes, qui délimitent une lumière centrale très petite, quelquefois presque virtuelle (fig. 5 *a*). Ces cellules ont un noyau arrondi avec un nucléole de dimension moyenne; la chromatine y est disposée en petits grains bien visibles. Le cyto-

plasme, d'aspect spumeux, est amphophile à tendance acidophile (car avec la coloration de Masson il est coloré en gris tirant légèrement sur le vert). Dans certaines cellules, le cytoplasme coloré en gris vert à la partie basale présente à la partie apicale quelques petits grains colorés en rose orangé par la fuchsine.

2° Dans un deuxième aspect, les cellules ont les mêmes caractères, mais bien qu'elles soient toujours polyédriques, elles sont plus basses et l'épithélium paraît plus aplati. Il y

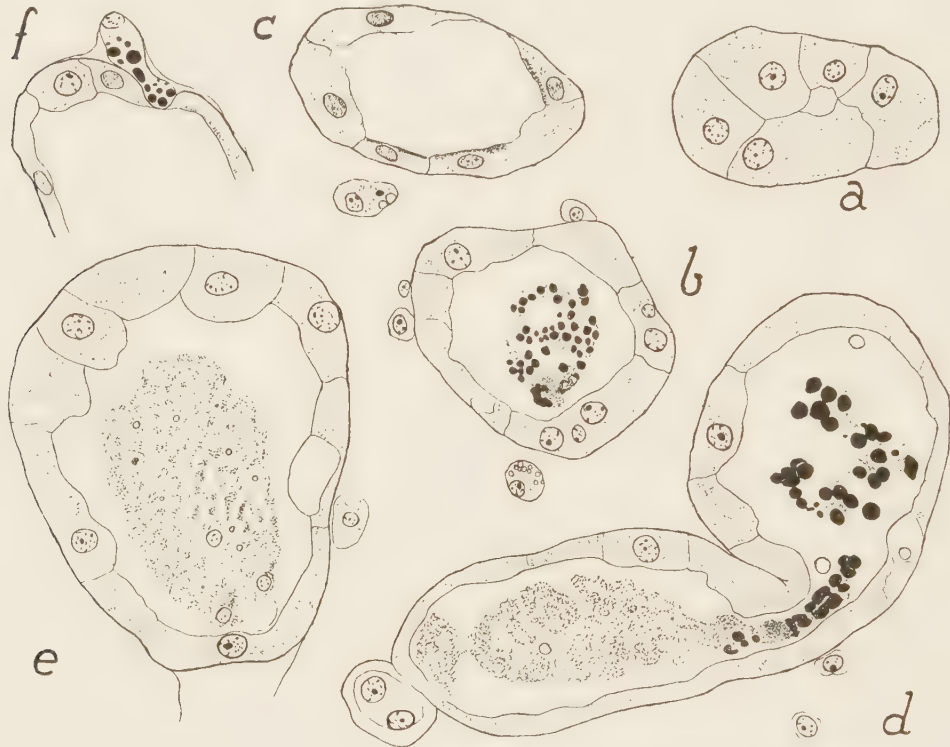


FIG. 5. — *Styela plicata*. Histologie de la glande pylorique au niveau de l'œsophage. — a, ampoule pylorique au 1^{er} stade; b, *idem*, au 2^e stade; c, *idem*, au 3^e stade; d, ampoule avec concrétions; e, *idem*, avec concrétion dans laquelle on voit des restes de noyaux dégénérés; f, image de pénétration dans la glande pylorique d'une cellule à grains réfringents. On voit en b, d et e des restes d'éléments hémolympatiques ayant déjà pénétré dans la glande. (× 1 100.)

a une lumière centrale plus grande (fig. 5 b). Les noyaux ont les mêmes caractères, mais le cytoplasme n'a plus l'aspect spumeux; il présente des plages claires, ébauche d'une vacuolisation.

3° Un troisième aspect est caractérisé par des modifications très importantes des noyaux et du cytoplasme (fig. 5 c). Certaines cellules, en effet, ont un noyau très particulier, il est beaucoup plus ovalaire et paraît légèrement plus petit. Le nucléole est peu visible ou absent. La chromatine est disposée d'une manière diffuse dans le noyau qui paraît uniformément coloré. Le cytoplasme est souvent occupé par de très grosses vacuoles optiquement vides. A la partie apicale des cellules, le cytoplasme est dense et il présente des plages adsorbant intensément le magenta, la fuchsine et l'orange G. Dans certains

cas, l'épithélium est très aplati et le cytoplasme n'est plus vacuolisé, mais il est uniformément coloré par les colorants précédemment cités. La coloration avec l'hémalun-éosine permet de se rendre compte qu'il ne s'agit pas d'une véritable basophilie, ainsi que le dit AZÉMA, mais bien d'une adsorption de divers colorants, dont certains sont basiques.

4° Enfin, un quatrième aspect est très rarement observé au niveau de l'œsophage. Ce sont des ampoules dont une partie de l'épithélium est réduit à la membrane basale, le cytoplasme et les noyaux paraissant avoir disparu. Je reviendrai plus en détail au paragraphe suivant sur cet aspect.

Les ampoules et les tubules pyloriques que je viens de décrire (excepté ceux montrant le premier aspect) peuvent présenter dans leur lumière des concrétions (fig. 5 *d* et 5 *e*). Ces concrétions ont des aspects différents : ce sont tantôt des amas de petits granules faiblement colorés, dont certains paraissent réfringents, ce sont tantôt des grains arrondis plus gros, intensément colorés par le magenta. Ces grains peuvent être confluents et former des plages de « colloïde ».

Assez fréquemment, il y a dans la lumière des ampoules des restes de noyaux plus ou moins dégénérés (fig. 5 *e*). Ces noyaux sont souvent englobés dans les concrétions. Je pense qu'il s'agit de noyaux de cellules hémolympathiques immigrées dans la glande pylorique; ce sont des cellules à grains réfringents, dont les grains sont colorés par la coloration de Masson, tantôt en vert, tantôt en rose orangé. En effet, on voit souvent des images de pénétration de ces cellules. On peut observer certaines de ces cellules au contact des ampoules, d'autres qui ont traversé la pellicule conjonctive qui entoure ces dernières, mais qui n'ont pas encore pénétré dans l'épithélium pylorique (fig. 5 *f*). En dehors de ces aspects, d'ailleurs très nets, une preuve supplémentaire de la pénétration de ces cellules à grains réfringents dans la glande pylorique est que le diamètre des noyaux observés dans la lumière des ampoules est le même que celui des noyaux des cellules à grains réfringents libres dans les lacunes hémolympathiques. La pénétration d'éléments sanguins dans les ampoules pyloriques me paraît donc indiscutable.

B. — AU NIVEAU DE L'ESTOMAC

Au niveau de l'estomac, la glande pylorique est très développée, et on voit les ampoules et les tubules répartis dans tout le tissu conjonctif péristomacal, depuis la périphérie jusqu'au contact de l'épithélium de l'estomac et jusqu'au fond des sillons creusés par les plis stomacaux. Il y a dans ce tissu conjonctif de nombreuses et vastes lacunes hémolympathiques autour desquelles les ampoules et les tubules sont souvent disposés en couronne.

Les ampoules pyloriques présentent les différents aspects observés au niveau de l'œsophage. Les trois premiers aspects précédemment décrits sont identiques. Le quatrième aspect, exceptionnellement vu autour de l'œsophage, est au contraire très fréquent au niveau de l'estomac. Cet aspect (fig. 6 *C*) est caractérisé dans sa phase ultime par la disparition des noyaux et par la désagrégation du cytoplasme, l'épithélium pylorique étant réduit à la membrane basale à laquelle sont accolés quelques grains « fuchsino-philés et magentophiles ». On observe toutes les images intermédiaires entre ce dernier aspect et le troisième aspect. Avant de dégénérer et de s'éliminer dans la lumière des ampoules, les noyaux subissent une évolution curieuse. Après qu'ils soient devenus unifor-

mément basophiles par suite de la diffusion de la chromatine, ces noyaux s'entourent d'une auréole claire qui est elle-même bordée par un liséré fuchsinophile, puis ils s'éclaircissent et dégénèrent (fig. 6 *C*). Le cytoplasme, qui se charge de grains adsorbant intensément la fuchsine et le magenta, se disloque, et ces grains s'éparpillent dans la lumière des ampoules.

On observe des images de pénétration de cellules hémolymphatiques dans la glande pylorique, mais beaucoup moins fréquemment qu'au niveau de l'œsophage (fig. 6 *D*). Bien que la structure de la glande pylorique soit à peu près la même au contact de la muqueuse de l'estomac et autour des lacunes hémolymphatiques, il semble qu'au niveau de ces dernières l'évolution des ampoules soit moins avancée, on ne voit pas en effet la phase ultime de l'aspect 4. On rencontre souvent des ampoules avec des concrétions d'aspect cristalloïde, non biréfringentes, colorées en bleu vert par le bleu de toluidine.

C. — AU NIVEAU DE L'INTESTIN MOYEN

Au niveau de l'intestin moyen, depuis l'estomac jusque dans la région de départ du canal collecteur, la glande pylorique présente son développement maximum. Au contact de l'épithélium intestinal, les ampoules sont contiguës, accolées les unes contre les autres. On peut distinguer dans leur répartition, par rapport à l'axe longitudinal du tube digestif, trois zones dont la structure est différente : 1° la zone des ampoules au contact de l'épithélium intestinal; 2° la zone des ampoules situées autour des lacunes hémolymphatiques; 3° une zone intermédiaire.

Au voisinage de l'intestin, les ampoules pyloriques présentent le quatrième aspect précédemment décrit (fig. 6 *E*). Le cytoplasme de la partie de l'ampoule immédiatement au contact de l'épithélium intestinal se présente comme une plage uniformément et intensément colorée par la fuchsine et le magenta, à l'intérieur de laquelle on voit des petits grains encore plus colorés. On peut voir, englobés dans ces plages, quelques rares noyaux à un stade plus ou moins avancé de dégénérescence. Certains de ces noyaux sont entourés d'une auréole plus claire. Dans cette région de l'ampoule, la lumière contient une grande plage de « colloïde » fuchsinophile à l'intérieur de laquelle on peut voir une autre plage homogène de coloration gris tirant légèrement sur le violet (avec la coloration de Masson). Dans le reste de l'ampoule, l'épithélium est complètement dégénéré et réduit à la membrane basale, et dans la lumière il y a des grains arrondis fuchsinophiles. Dans certaines ampoules, la « colloïde » qui remplit la lumière est creusée d'images rondes optiquement vides, qui semblent découpées à l'emporte-pièce et qui sont peut-être des figures de corrosion (résorption de cette colloïde).

L'épithélium intestinal qui est au voisinage de ces ampoules présente des modifications importantes (fig. 6 *F*). Nous savons qu'il est, à ce niveau, composé de cellules à inclusions. Le cytoplasme basal de ces cellules, différent de celui des cellules intestinales banales, a les mêmes affinités pour la fuchsine et le magenta que celui des ampoules et il a la même structure. Les noyaux sont « contractés » au sein d'une auréole claire, comme certains noyaux non encore dégénérés des ampoules. Il y a donc une analogie de structure remarquable entre l'épithélium intestinal et l'épithélium pylorique. J'aurai l'occasion de revenir sur ces faits à propos d'autres espèces.

Autour des lacunes hémolymphatiques, les ampoules présentent le plus souvent le

troisième aspect, quelquefois un aspect intermédiaire entre le troisième et le quatrième aspect, mais on n'y voit jamais un épithélium réduit à la basale avec grande plage de colloïde. Cependant, quoique dans les deux cas l'évolution morphologique soit un peu différente, l'aboutissement au point de vue affinité pour les colorants paraît analogue.

Il semblerait qu'au niveau de la muqueuse intestinale il y ait passage de substances de l'intestin à l'intérieur de la glande pylorique. Tandis qu'autour des lacunes, il semble qu'il y ait une évolution régulière qui paraît consister en une élimination de substances qui des lacunes passent en direction de la lumière des ampoules.

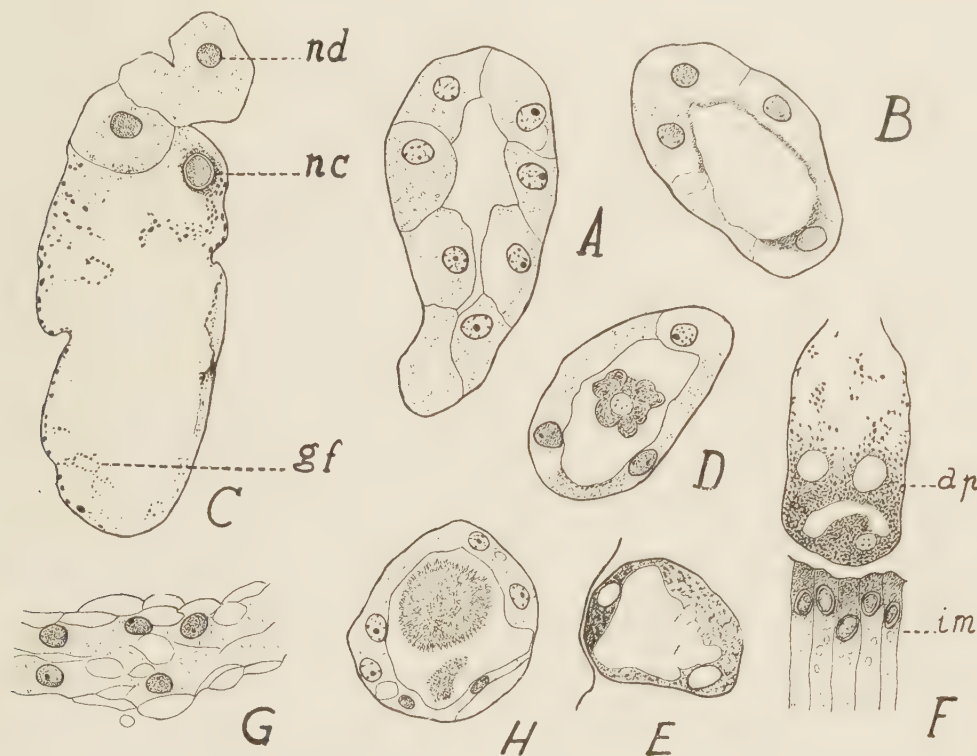


FIG. 6. — *Styela plicata*. Histologie de la glande pylorique. — A. Ampoule pylorique de la région de l'estomac au 1^{er} stade. — B. *Idem*, à la fin du 3^e stade et au début du 4^e stade. — C. *Idem*, au 4^e stade; nd, noyau à chromatine diffuse; nc, noyau contracté; gf, grains fuchsinophiles. — D. *Idem*, avec cellules hémolympatiques immigrées. — E. Ampoule pylorique au 4^e stade (au contact de l'intestin moyen). — F. Figure montrant une ampoule pylorique (ap) au contact de l'intestin moyen (im) dont l'épithélium présente des noyaux contractés. — G. Tubule pylorique de la zone intermédiaire de la glande au niveau de l'intestin moyen avec vacuoles en voie « d'expulsion ». — H. Ampoule pylorique de la région de l'intestin moyen avec concrétion « en oursin ». (× 1 100.)

Dans la zone intermédiaire, il semble qu'il se produise une élimination de substances des tubules vers l'extérieur en direction des lacunes. Cette élimination paraît revêtir deux aspects : 1° Dans la portion de la région intermédiaire la plus proche de l'intestin, il semble que cette élimination à l'extérieur de la glande se fasse au profit de futures cellules à grains réfringents, dont la grande majorité est indiscutablement de caractère mésenchymateux. Je reviendrai plus loin sur la présence de ces cellules sanguines autour de la glande pylorique. 2° Dans la région de la portion intermédiaire qui est plus proche

des lacunes, l'élimination paraît avoir un caractère liquide et ne pas faire intervenir d'éléments figurés. On voit au contact des tubules des sortes de bulles hyalines; celles-ci sont fréquemment situées en dehors de la basale de l'épithélium pylorique, quelquefois entre cette dernière et l'enveloppe conjonctive (fig. 6 G). On ne peut pas considérer ces bulles comme des vacuoles périphériques incluses dans l'épithélium, mais plutôt comme des vacuoles « expulsées » de cet épithélium, car on observe certaines de ces bulles hyalines libres dans le tissu conjonctif environnant. On remarquera que c'est dans la région où se trouvent ces bulles que les noyaux de l'épithélium pylorique sont les plus normaux.

Il y a autour des ampoules et des tubules pyloriques qui présentent l'aspect de dégénérescence granuleuse une nette accumulation de cellules libres à noyau petit, pourvu d'un assez gros nucléole et présentant une chromatine diffuse et homogène. Le cytoplasme, d'abord très réduit, paraît augmenter de volume progressivement et renferme des granulations adsorbant le magenta, la fuchsine et l'orange G. Ce cytoplasme est peut-être parfois faiblement basophile. Il est indiscutable que ces granulations passent à des grains réfringents. On voit des intermédiaires entre le noyau des cellules ainsi décrites et les noyaux normaux des cellules à grains réfringents. On peut se demander s'il ne s'agit pas là de l'origine, dans la région de la glande pylorique, de tréphocytes colportant des protides, peut-être sous forme de complexes.

Durant le cours de mes recherches, j'avais désigné ces cellules à noyau particulier par le vocable de « cellules X ». A la suite de certaines remarques qui m'ont été faites, je pense devoir modifier ce vocable et le remplacer par celui de « *cellules para-pyloriques* » ou encore par le néologisme « *konicaryocytes* » (du grec *κόνης*, poussière), terme qui rappelle l'aspect poussiéreux de la chromatine du noyau de ces éléments.

La question se pose de l'origine de ces cellules parapyloriques ou konicaryocytes. Deux hypothèses sont possibles : 1° Il s'agit de cellules conjonctives qui à l'origine sont à noyau petit, pauvre en chromatine et pourvu d'un assez petit nucléole. Normalement non mobilisables, sauf peut-être en cas de régénération (par suite du faible rapport $\frac{n}{N}$), ces éléments richement nourris par une « sécrétion » de la glande pylorique se trouveraient aptes à nouveau à augmenter la teneur en chromatine de leur noyau et à redonner des cellules libres. 2° Une deuxième hypothèse s'appuie sur la ressemblance qu'il y a entre les noyaux de l'épithélium de la glande pylorique à un certain stade de leur évolution et les noyaux de ces cellules libres. On peut supposer que, parvenu à un certain stade caractérisé par l'état nucléaire ci-dessus décrit, l'épithélium de la glande pylorique se disloquerait, chaque noyau emportant avec lui les granulations l'entourant immédiatement, qu'il serait susceptible d'accroître ultérieurement grâce à la diffusion de granulations identiques restées au sein du tubule. Je dirai plus loin pourquoi je penche pour cette seconde hypothèse.

D. — AU NIVEAU DU RECTUM TERMINAL

Au niveau du rectum terminal, la glande pylorique est beaucoup moins développée qu'au niveau de l'intestin moyen. Elle est visible jusqu'à l'extrémité du tube digestif. Son aspect est identique à celui décrit au niveau de l'œsophage. On voit, en particulier, de nombreuses ampoules avec des noyaux de cellules immigrées dans leur lumière.

ÉTUDE DU CHONDRIOME DES CELLULES PYLORIQUES

Au stade compact, il semble qu'au début les mitochondries soient localisées à la partie basale de l'épithélium ; puis elles sont dispersées dans le cytoplasme, surtout autour des vacuoles. En fin de cycle, les mitochondries paraissent surtout localisées à la partie apicale de l'épithélium. Ces variations de la répartition du chondriome aux différents stades sont en faveur d'un changement de polarité des cellules de cet épithélium au cours du cycle de fonctionnement de la glande pylorique. Le chondriome étant localisé en principe dans les régions d'activité maxima de la cellule, on peut admettre que ce maximum d'activité est au pôle basal au début du cycle, se transporte à la périphérie des vacuoles ensuite, pour résider en définitive à l'apex des cellules, c'est-à-dire du côté des lumières. Cette constatation purement cytologique cadre parfaitement avec les interprétations physiologiques du fonctionnement de la glande pylorique, telles qu'elles semblent se dégager de l'étude expérimentale, d'une part, et de l'histologie comparée des diverses régions de la glande, d'autre part.

Conclusions de l'étude histologique. Cycle cytoplasmique et nucléaire.

L'étude histologique, aussi bien que l'étude sur le vivant, permet de conclure à la présence d'un cycle au niveau de la glande pylorique et l'on peut dire que les divers aspects précédemment décrits correspondent à des phases. On peut donc décrire schématiquement quatre stades à ce cycle :

1° Un stade avec épithélium élevé, à noyaux normaux et à cytoplasme amphophile et petite lumière centrale.

2° Un stade avec épithélium plus aplati, cytoplasme vacuolisé. La lumière centrale des ampoules est agrandie.

3° Un stade dans lequel les noyaux subissent des modifications importantes (diffusion de la chromatine, contraction) et dans lequel le cytoplasme devient fuchsinophile et magentophile.

4° Un stade avec dégénérescence totale de l'épithélium, élimination des noyaux et présence de vastes plages fuchsinophiles dans la lumière des ampoules.

A partir du deuxième stade on peut rencontrer, dans les lumières, des concrétions. Les unes sont mamelonnées, incolores, réfringentes, non biréfringentes, présentant souvent des restes de noyaux en dégénérescence (fig. 5 *e*). D'autres, beaucoup plus rares, sont en « Oursin », jaunâtres sur le vivant, et fortement biréfringentes (fig. 6 *H*). Leur rareté relative ne m'a pas permis d'en préciser la nature chimique, mais leur morphologie et leur biréfringence permettent de penser, avec le minimum de chances d'erreur, qu'il s'agit de concrétions puriques.

La pratique de la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck permet, d'autre part, de confirmer l'existence d'un cycle nucléaire. En effet, elle montre les transformations suivantes au sein du noyau. Celui-ci, au début, apparaît clair, avec de la chromatine normalement « Feulgen positive », en grains et filaments, et un petit nucléole. Puis, rapidement, les nucléoprotéines à base d'acide thymonucléique diffusent dans tout le

noyau, lui donnant sur les coupes colorées au Feulgen une teinte rose homogène. Ensuite survient la contraction de ce noyau, qui est immédiatement suivie du rejet par celui-ci des substances « Feulgen positives » formant alors un fin liséré autour du noyau contracté, ou même une simple calotte sur la face apicale de ce dernier, tout le reste du noyau étant « Feulgen négatif ». Ces restes d'acide thymonucléique, passés dans le cytoplasme, disparaissent très rapidement. Enfin, dans un stade ultime, le noyau qui est devenu complètement « Feulgen négatif » éclate et vide son contenu dans la lumière des ampoules pyloriques.

Etude histologique des différentes parties du tube digestif et de la glande pylorique après inanition.

Des *Styela plicata* sont mises à jeûner dans un bac d'eau de mer (35 litres) filtrée sur étamine, avec une aération abondante. L'eau est changée tous les 4 ou 5 jours. Il s'agit d'un jeûne relatif, la filtration ne retenant que les particules assez grosses. Les examens sont faits 13, 32, 47 et même 84 jours après le début du jeûne.

D'une manière générale les *Styela* en inanition maigrissent et leur volume peut diminuer de deux ou trois fois. Cette diminution de volume respecte les proportions relatives des différents organes et, en particulier, celles du tube digestif; mais la tunique paraît, de ce fait, beaucoup plus épaisse que chez les animaux normaux. Il est à remarquer aussi que les vésicules dermiques disparaissent.

Alors que l'examen sur le vivant ne montre que peu de différences, l'examen sur coupes révèle, par contre, des modifications très importantes, aussi bien au niveau de la muqueuse digestive qu'au niveau de la glande pylorique. Ces modifications sont visibles même avec un faible grossissement.

On remarque en premier lieu et tout le long du tube digestif un aplatissement considérable de la muqueuse digestive, une diminution très importante de l'épaisseur de la gaine conjonctive qui entoure le tube digestif; ce fait s'accompagne d'une colorabilité intense de la substance fondamentale du tissu conjonctif. Enfin, on voit une raréfaction très sensible des éléments hémolymphatiques circulant dans les lacunes et dans le tissu conjonctif péridigestif.

AU NIVEAU DE L'ŒSOPHAGE

L'épithélium œsophagien, en dehors de l'aplatissement signalé précédemment, présente peu de modifications, tout au plus peut-on remarquer une légère diminution de la hauteur des cils et une moins grande abondance du mucus à la partie apicale des cellules.

En revanche, la glande pylorique est très modifiée. Par suite de la fonte du tissu conjonctif périœsophagien, les ampoules et les tubules pyloriques sont tassés les uns contre les autres. Ils présentent presque exclusivement l'aspect du premier stade, mais un aspect du premier stade modifié. L'épithélium est très aplati, le cytoplasme n'a plus l'aspect spumeux, il n'est pas à proprement parler vacuolisé, mais plutôt bulleux, et les noyaux sont toujours normaux avec chromatine disposée en grains distincts (fig. 7 a).

On ne voit que très rarement des noyaux à chromatine diffuse. Dans la lumière de certaines ampoules, on observe assez souvent des concrétions amorphes de coloration jaunâtre. Il y a aussi très souvent des cellules hémolymphatiques immigrées dans les ampoules. Ces cellules sont des cellules à grains réfringents, comme chez les animaux normaux et il est indiscutable que les concrétions ou du moins la très grande majorité d'entre elles sont constituées par l'agglomération de ces grains réfringents. On voit, en effet, toutes les images de cette formation et il y a souvent, englobés dans les concrétions, des restes de noyaux plus ou moins dégénérés. Par ailleurs, une autre preuve nous est fournie par certaines particularités de coloration. Chez les *Styela* n'ayant pas jeûné, les cellules à grains réfringents, à un certain stade de leur évolution, adsorbent intensément le magenta et la fuchsine acide, et les concrétions et amas contenus dans la lumière des ampoules présentent les mêmes affinités tinctoriales. Chez les *Styela* ayant jeûné, au contraire, les cellules à grains réfringents que l'on observe ne présentent que très rarement cette adsorption élective pour les colorants précités, et les grains réfringents restent incolores ou, plus exactement, de couleur jaunâtre, le contenu des ampoules et les concrétions ayant alors la même coloration jaune.

AU NIVEAU DE L'ESTOMAC

L'épithélium stomacal présente quelques modifications. Les plis sont beaucoup moins profonds. Les cellules sont beaucoup moins hautes (la moitié de la hauteur normale). Les cellules à inclusions sont moins tassées les unes contre les autres, elles paraissent donc plus larges. Leur cytoplasme contient moins d'inclusions et certaines d'entre elles prennent l'aspect des cellules à grande vacuole du rectum; elles sont dilatées, leur noyau est arrondi et leur cytoplasme très clair contient quelques rares grains (fig. 7 d). Les cils sont moins développés et on remarque la disparition des creux et des dépressions décrits dans l'épithélium normal.

La glande pylorique est modifiée. Au niveau des deux tiers antérieurs de l'estomac, la plupart des ampoules et des tubules présentent l'aspect du stade 2 et, moins souvent, l'aspect du stade 3. Il y a parfois autour des ampoules les bulles hyalines périphériques signalées précédemment. On voit d'assez nombreuses ampoules avec des concrétions amorphes, d'autres avec des amas de cellules à grains réfringents plus ou moins dégénérés. Ces concrétions et ces amas paraissent plus abondants dans les tubules et les canaux éloignés de la muqueuse stomacale. La glande pylorique présente en somme la structure qu'elle a autour de l'œsophage chez l'animal normal (fig. 7 c). On trouve certaines zones assez localisées où les ampoules ont l'aspect du stade 4; l'épithélium est réduit à la basale, mais il n'y a pas de colloïde dans la lumière. On voit dans le tissu conjonctif environnant de nombreuses cellules parapyloriques et la muqueuse stomacale voisine présente les modifications de structure déjà signalées : cytoplasme adsorbant le magenta et la fuchsine, noyaux à chromatine diffuse et souvent entourés d'une auréole claire.

Au niveau du postestomac, la glande pylorique est le siège d'une activité intense, les ampoules sont au stade 4, mais il y a peu de colloïde dans leurs lumières. On voit de nombreuses ampoules au contact de la muqueuse digestive avec, à l'intérieur, des amas de cellules à grains réfringents.

AU NIVEAU DE L'INTESTIN MOYEN

Une première constatation s'impose, alors que chez les animaux normaux les ampoules pyloriques sont situées immédiatement au contact de la muqueuse intestinale, chez les animaux en inanition elles sont plus ou moins éloignées de cette muqueuse, elles en sont séparées par une lame de tissu conjonctif dans lequel on voit souvent des cellules à grains réfringents et des cellules parapyloriques. Il est à remarquer aussi qu'on voit, au niveau de l'apex des cellules intestinales à inclusions, des grains (de sécrétion ?).

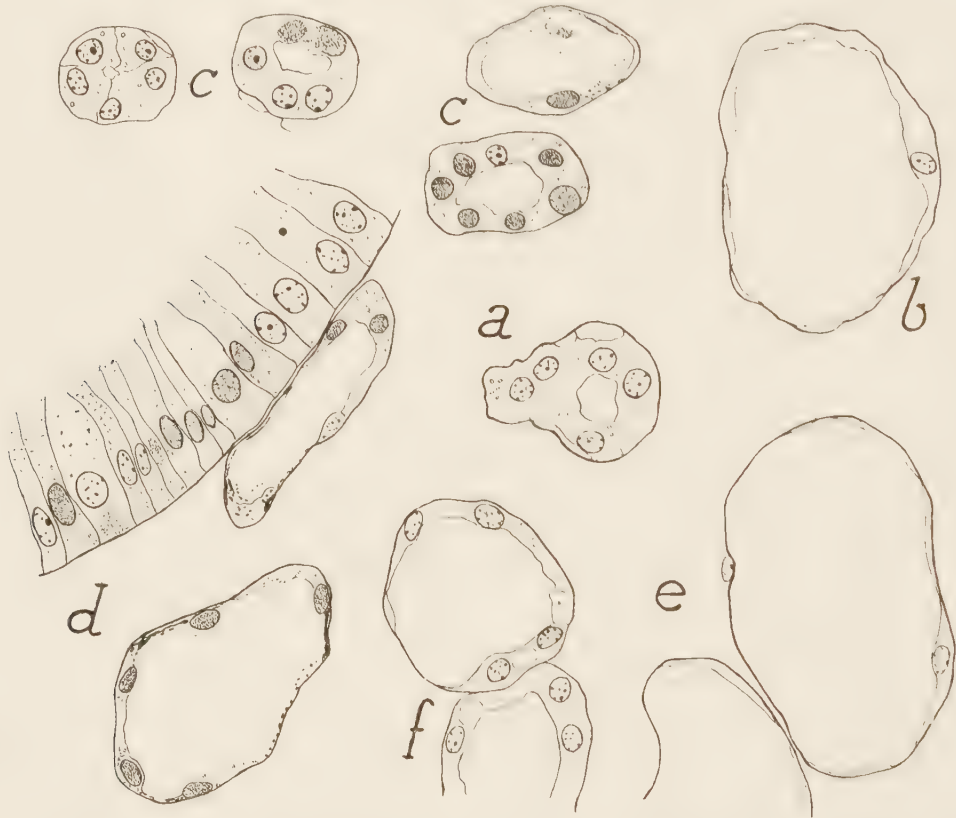


FIG. 7. — Différents aspects histologiques de la glande pylorique chez *Styela plicata* en inanition. — *a* et *b*, au niveau de l'œsophage; *c*, au niveau de l'estomac; *d*, *idem*, avec épithélium stomacal modifié par l'inanition, on remarque l'aplatissement de celui-ci et l'élargissement des cellules qui le composent; *e*, au niveau de l'intestin moyen, ampoules presque entièrement réduites à la membrane basale; *f*, *idem*, on remarque l'absence de cycle, contrairement à ce que l'on observe dans la même région chez les animaux normaux. ($\times 1\,100$.)

qui semblent se déverser dans la lumière intestinale. La plupart des ampoules pyloriques sont réduites à la membrane basale et même, dans certains cas, il ne reste que la gaine conjonctive renfermant quelques grains de colloïde (fig. 7 *e*). D'autres ampoules ont un épithélium aplati, avec des noyaux normaux (quoique ceux-ci soient un peu plus petits que la normale); le cytoplasme est clair et vacuolisé (fig. 7 *f*). Ces ampoules, généralement situées dans la zone intermédiaire (c'est-à-dire comprise entre les ampoules voisines de l'intestin et la périphérie du tissu conjonctif péri digestif), renferment fré-

quemment dans leur lumière des amas de cellules à grains réfringents plus ou moins dégénérés. Dans cette zone intermédiaire, il y a des cellules parapyloriques et des cellules à grains réfringents. Ces dernières sont moins colorées que chez les animaux normaux, et les cellules parapyloriques ont un aspect un peu différent de celui habituellement observé, leur noyau en effet contient moins de chromatine et celle-ci est moins diffuse. On remarquera que les cellules parapyloriques ressemblent considérablement à certaines cellules de l'épithélium pylorique à un certain stade de leur évolution et qu'on les rencontre surtout dans le voisinage des ampoules au stade ultime de leur cycle. Les ampoules, situées autour des lacunes hémolymphatiques et celles qui sont loin de l'intestin, sont presque toujours du type 4, mais leur lumière est optiquement vide, elles paraissent « inactives ».

AU NIVEAU DU RECTUM

L'épithélium est quelque peu modifié. Il semble qu'il y a prédominance des cellules à mucus sur les cellules à grande vacuole.

Les ampoules pyloriques ont un épithélium très aplati, avec des noyaux ovalaires plus petits que les noyaux normaux. Elles sont le siège d'une activité très réduite ou nulle. Quelques rares ampoules contiennent des cellules hémolymphatiques immigrées. Il y a aussi quelques rares cellules parapyloriques. En somme, l'aspect de la glande est analogue à celui observé au niveau de l'œsophage.

CONCLUSIONS RELATIVES A L'ÉTUDE DE *STYELA PLICATA*

1° Autour de l'œsophage et du rectum, l'évolution de la glande pylorique ne dépasse pas très généralement l'aspect 3, caractérisé par la contraction des noyaux, la diffusion de la chromatine dans tout le noyau et l'apparition de plages fuchsinophiles dans le cytoplasme.

Autour de l'estomac (surtout au niveau des plis) et autour de l'intestin moyen, l'évolution de la glande va jusqu'à l'aspect 4, c'est-à-dire jusqu'à la dégénérescence totale de l'épithélium pylorique.

2° Il y a autour des ampoules pyloriques des cellules libres à caractères spéciaux, les cellules parapyloriques (konicaryocytes), dont le rapport avec la fonction de la glande pylorique me paraît indiscutable, car ces cellules, qui n'ont pas été signalées dans le sang des Ascidies par les auteurs ayant étudié ce dernier (AZÉMA [1], PÉRÈS [61]), ne se rencontrent qu'au niveau de la glande pylorique.

3° Deux hypothèses peuvent être faites sur l'origine de ces cellules parapyloriques : a) Origine à partir de cellules conjonctives ou des cellules sanguines primitives (hémohistioblastes). b) Origine à partir de la glande pylorique. Il est très probable, sinon certain, que les cellules parapyloriques proviennent de la glande pylorique au moment où l'aspect 3 donne l'aspect 4, car on ne les voit presque exclusivement qu'au niveau des ampoules présentant les aspects 3 et 4 ; de plus, il y a analogie avec certaines cellules de la glande pylorique elle-même.

On pourrait supposer évidemment que ces éléments parapyloriques à grand rapport $\frac{n}{Nt} \left(\frac{\text{volume du nucléole}}{\text{volume du noyau}} \text{ ou } \frac{\text{surface du nucléole}}{\text{surface du noyau}} \right)$ sont des pseudo-hémoblastes, au sens qu'a

attribué à ce vocable PÉRÈS ([62], 1946). Cette interprétation est peu vraisemblable. En effet, d'une part, cet auteur (*Ann. Inst. Océan.*, 1948, p. 428) n'a pu démontrer chez les *Ascidies* simples (*Ciona intestinalis*, *Ascidia aspersa*, *Molgula oculata*) l'existence des pseudo-hémoblastes qu'il a reconnue chez les *Polyclinidæ* et chez les *Didemnidæ*. D'autre part, l'examen des figures de pseudo-hémoblastes données par PÉRÈS ([62], fig. 1 b), comme d'ailleurs l'étude de mes propres coupes de *Styela plicata*, montrent que les pseudo-hémoblastes décrits par cet auteur ont une morphologie nucléaire très différente des cellules parapyloriques que j'ai observées. Les pseudo-hémoblastes ont, en effet, un noyau clair à chromatine éparse formée de petits grains et de filaments, tandis que mes cellules parapyloriques ont un noyau à chromatine diffuse répartie de façon très homogène (contrôlée par la réaction de Feulgen).

Il paraît donc très probable que mes cellules parapyloriques dérivent de cellules de la glande pylorique elle-même et il est certain qu'elles sont à l'origine d'une partie des cellules à grains réfringents (PÉRÈS [61], 1943) et même, sans doute, de la majeure partie de celles-ci, l'origine que leur a attribuée cet auteur n'intéressant qu'une minorité.

4° Le passage de l'aspect 3 à l'aspect 4 peut donc se traduire par deux processus : a) desquamation de cellules emportant des granules; b) évolution du tubule lui-même, avec expulsion dans la lumière des noyaux dégénérés et éparpillement du cytoplasme devenu granuleux.

5° La structure à bulles hyalines externes existe surtout au niveau de l'intestin moyen chez les animaux normaux, et au niveau de l'estomac chez les animaux en inanition. Ces bulles hyalines sont sans doute l'indice de l'élimination de substances à partir de la glande pylorique et au bénéfice du milieu intérieur.

6° La pénétration dans la glande pylorique, de cellules à grains réfringents évolués, se fait chez les animaux alimentés normalement, surtout au niveau de l'œsophage et du rectum, donc dans des régions où la glande ne subit pas son évolution complète; cette pénétration se fait au niveau de l'estomac chez les animaux en inanition. Les concrétions mamelonnées et non biréfringentes résultent de la désagrégation de cellules à grains réfringents immigrées. Il y a également quelques concrétions puriques sans doute formées *in situ*.

7° L'inanition modifie de façon très sensible l'aspect de la glande pylorique (surtout au niveau de l'intestin moyen). Il semble que les tubules évolués (aspect 4) soient plus souvent au contact des lacunes hémolympatiques que dans le cas normal. Il y aurait donc peut-être, dans ce cas, extraction de certaines substances à partir de l'hémolymphe ?

En résumé, dans les conditions normales, la glande pylorique paraît absorber des substances fournies par l'épithélium digestif et ce, au niveau de l'estomac et, surtout, de l'intestin moyen. Elle jouerait donc dans ces régions un rôle d'accumulation et de remaniement des produits de la digestion.

Au niveau de l'œsophage et du rectum, au contraire, régions certainement non absorbantes, la glande pylorique jouerait le rôle d'un organe accumulateur de produits d'excrétion.

Quant aux cellules à grains réfringents, je pense, en accord en cela avec PÉRÈS (1), qu'elles ont une double signification : tréphocytaire au début de leur évolution et excré-

(1) Communication orale.

trice à la fin de celle-ci, c'est-à-dire à partir du moment où les grains réfringents renferment des inclusions biréfringentes.

Les substances de réserve, accumulées par la glande pylorique dans la région de l'estomac et de l'intestin moyen, seraient soit accumulées dans les tubules réduits alors à la basale et à la capsule conjonctive (aspect 4), soit rétrocedées immédiatement à l'hémolymphé directement sous forme dissoute ou par l'intermédiaire des cellules parapyloriques. Ces cellules parapyloriques seraient à l'origine d'une partie importante des cellules à grains réfringents. Celles-ci seraient, quand elles sont jeunes, c'est-à-dire quand leurs grains sont non réfringents, de véritables tréphocytes. Plus tard, après avoir circulé dans l'organisme, les grains qui ont développé leurs cristallites seraient constitués du résidu inutilisé, et ces tréphocytes, devenus des cellules chargées de produits de déchet, seraient susceptibles d'être englobés par la glande pylorique qui, d'autre part, pourrait élaborer par elle-même, à partir des grains réfringents protéiques, des concrétions puriques, biréfringentes et d'aspect différent.

ÉTUDE COMPARATIVE DE LA GLANDE PYLORIQUE DANS LA CLASSE DES ASCIDIACÉS

CLAVELINIDÆ

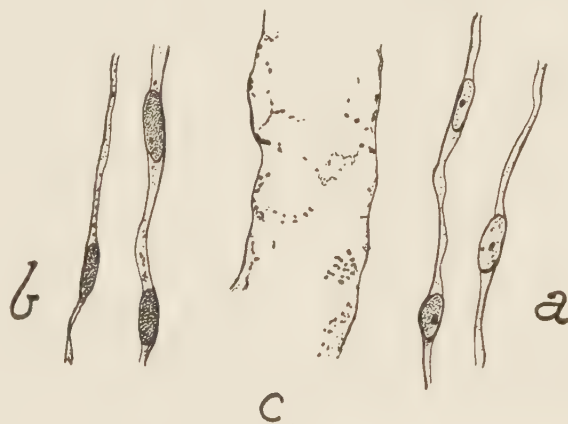
Archiascidia neapolitana (Julin).

Je n'ai pas pu faire l'étude complète de la glande pylorique d'*Archiascidia neapolitana*, n'ayant pas eu d'échantillons vivants de cette espèce à ma disposition.

Sur coupes, la structure anatomique de la glande paraît assez simple. Elle se compose de plusieurs tubes simples (5 ou 6 en moyenne), disposés longitudinalement sur

FIG. 8.

Archiascidia neapolitana. Histologie de la glande pylorique. — *a*, 1^{er} stade; *b*, stade avec noyaux à chromatine diffuse; *c*, stade avec dégénérescence totale de l'épithélium. (× 1 650.)



l'intestin moyen et le rectum. La glande pylorique paraît être absente au niveau de l'œsophage et de l'estomac. Les tubes pyloriques terminés en culs-de-sac non dilatés se réunissent en donnant un tronc collecteur qui se jette dans l'estomac.

Mais si la structure anatomique de la glande pylorique est relativement simple, celle-ci est, par contre, le siège d'un cycle très évolué (fig. 8). Au début, l'épithélium

pylorique est assez plat, composé de cellules dont le noyau ovalaire présente une chromatine disposée en petits grains et est pourvu d'un petit nucléole ; le cytoplasme clair est d'aspect réticulé. Dans un stade ultérieur, la chromatine diffuse dans tout le noyau et le cytoplasme présente des grains adsorbant le magenta, disposés en un liséré basophile à la partie apicale des cellules. Dans un stade ultime, l'épithélium dégénère complètement ; les noyaux et le cytoplasme se disloquent et il ne reste que quelques petits grains colorés intensément par le magenta, épars dans la lumière des tubules.

Je n'ai pas observé le phénomène de la contraction des noyaux au cours du cycle, mais la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck semble montrer qu'il y a achromasie nucléaire dans les derniers stades de ce cycle. Je n'ai pas noté non plus la présence de cellules libres, particulières au voisinage de la glande.

Clavelina lepadiformis (Müller).

1. — ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT

a) *Sans coloration*. — Pour bien voir la glande pylorique, après avoir détuniqué la Claveline et isolé le tube digestif, il est indispensable de vider le rectum de son contenu par pression légère. La glande pylorique composée de tubules et d'ampoules terminales

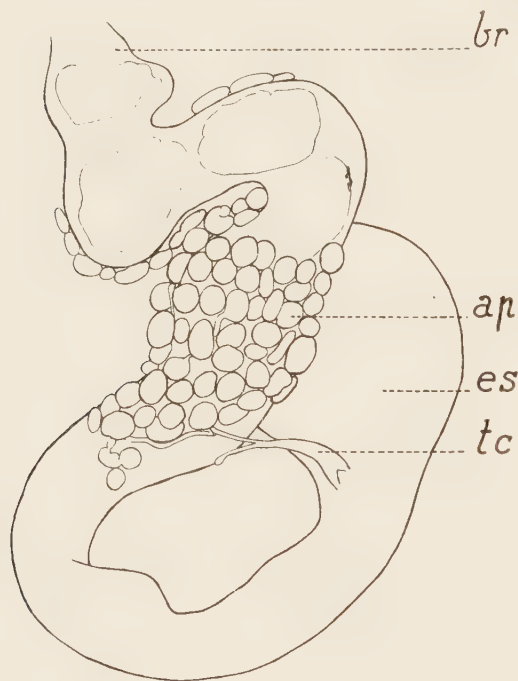


FIG. 9.

Clavelina lepadiformis. Tube digestif isolé vu sur le vivant avec vue d'ensemble de la glande pylorique. — *ap*, ampoules pyloriques ; *es*, estomac ; *br*, base du rectum ; *tc*, tronc collecteur de la glande pylorique. (× 120.)

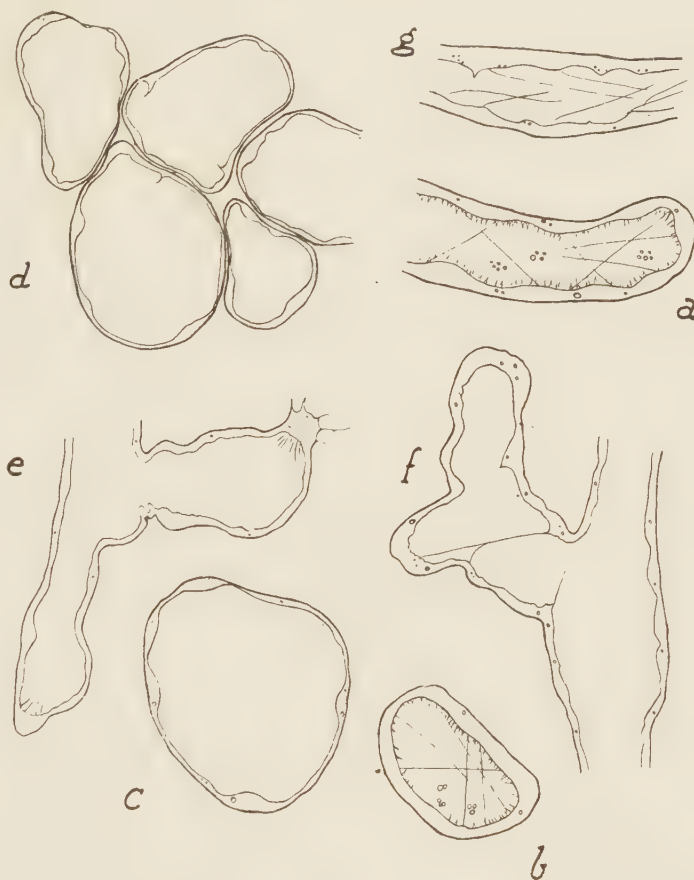
est très facilement visible (fig. 9). Elle s'étend depuis l'intestin moyen, après la courbure de celui-ci, jusqu'à l'extrémité du rectum. Au niveau de l'intestin moyen, les ampoules pyloriques sont assez volumineuses et très dilatées, elles sont juxtaposées et comprimées les unes contre les autres. Au niveau du rectum, les ampoules et les tubules sont plus rares et les dilatations terminales sont peu accentuées.

Les ampoules et les tubules peuvent présenter deux aspects : un type à pseudo-cils et tractus cytoplasmiques, d'une part (fig. 10 *a* et *b*), et, d'autre part, un type à épithélium très aplati et dépourvu d'expansions (fig. 10 *c* et *d*). On peut dire, en gros que l'on trouve les ampoules et les tubules du premier type au niveau de l'intestin moyen, et ceux du deuxième type au niveau de la base du rectum, c'est là une donnée statistique et non pas absolue.

Dans l'épithélium, aussi bien dans celui des tubules que dans celui des dilatations, il y a des granulations réfringentes de tailles inégales, mais en général très petites. L'épi-

FIG. 10.

Clavelina lepadiformis. Aspect de la glande pylorique sur le vivant. — *a* et *b*, tubule et ampoule de la région du rectum avec pseudo-cils et tractus cytoplasmiques; *c* et *d*, ampoules à grande lumière de la région de l'intestin moyen; *e*, culs-de-sac terminaux de tubules pyloriques; *f*, tubule et ampoule après coloration post-vitale au S. B. N., on voit les grains réfringents intra-épithéliaux; *g*, une branche secondaire du tronc collecteur de la glande avec cils vibratiles dans la lumière. (× 770.)



thélium des tubules est mince et d'aspect bosselé du fait de la présence des noyaux, tandis que l'épithélium des ampoules semble constamment plus haut dans le fond de ces dernières. On ne peut affirmer qu'il n'y ait pas des cils ou des flagelles. Pas plus que chez les autres espèces, je n'ai pu trouver chez la Claveline de granules basaux, mais on aperçoit indiscutablement des tractus cytoplasmiques.

Le tronc collecteur de la glande est très visible; il paraît unique et résulte généralement de la réunion de trois troncs secondaires. La portion du tronc collecteur qui débouche dans l'estomac est, elle, revêtue de cils authentiques (fig. 10 *g*).

b) Après coloration postvital. — Après huit heures de séjour dans le sulfate de bleu de Nil, le contenu des ampoules apparaît coloré en bleu vert assez vif. Les granu-

lations réfringentes intra-épithéliales (fig. 10 f) sont colorées en bleu vif pour autant que leur petite taille permette d'apprécier leur couleur vraie. Dans une certaine mesure, il semble que la coloration au bleu de Nil est d'autant plus faible que l'on s'éloigne plus du fond des tubules.

Après huit heures de séjour dans le rouge neutre, le contenu des tubules et des ampoules se colore en rose pâle, ce qui atteste son pH acide. Les grains intra-épithéliaux ne paraissent que peu ou pas colorés par le rouge neutre.

2. — EXAMEN SUR COUPES FIXÉES ET COLORÉES

L'examen sur coupes montre que la glande pylorique s'étend depuis l'intestin moyen (après la courbure) jusqu'au rectum. Il confirme les constatations faites sur le vivant, à savoir que l'aspect de la glande est différent au niveau de l'intestin moyen et au niveau du rectum terminal.

AU NIVEAU DE L'INTESTIN MOYEN. — Les ampoules et les tubules sont particulièrement nombreux. L'épithélium pylorique est le siège d'un cycle qui présente quelques particularités. Dans un premier stade, l'épithélium assez élevé est composé de cellules ayant un noyau à petit nucléole et une chromatine assez clairsemée et dont le cytoplasme

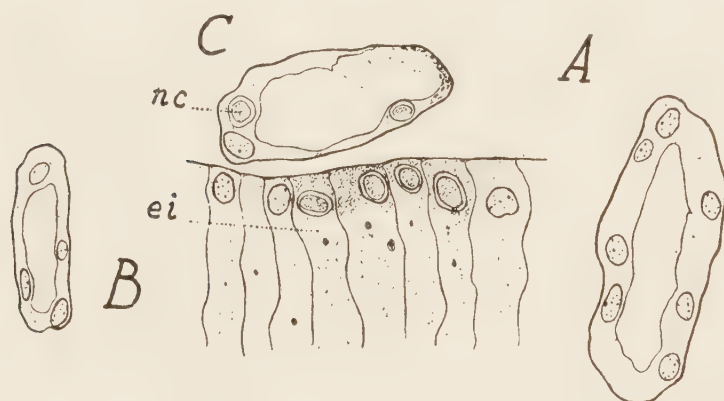


FIG. 11.

Clavelina lepadiformis. Histologie de la glande pylorique. — A. Ampoule au 1^{er} stade de la région de l'intestin moyen. — B. *Idem*, de la région du rectum. — C. Figure montrant les modifications de l'épithélium intestinal (*ei*) au contact d'une ampoule pylorique évoluée; *nc*, noyau contracté de l'épithélium pylorique. (× 1 240.)

granuleux présente des vacuoles tantôt basales, tantôt apicales (fig. 11 A). Dans un deuxième stade, les noyaux paraissent « contractés » au sein d'une auréole claire et le cytoplasme adsorbe les colorants basiques. Enfin, dans un dernier stade, l'épithélium est très aplati, souvent réduit à la membrane basale; il contient quelques granulations adsorbant le magenta et la fuchsine acide. En somme, ce cycle ressemble à ce qui est décrit par ailleurs à propos de *Ciona* et d'*Ascidia*; cependant, on ne voit pas de concrétions ni de débris cellulaires dans la lumière des ampoules. On ne voit pas davantage de plages de « colloïde », mais seulement dans de rares ampoules quelques petits grains arrondis très colorés, épars dans la lumière.

L'épithélium de l'intestin moyen, situé au contact de la glande pylorique, présente les modifications généralement observées chez la plupart des espèces d'*Ascidies*. Les cellules présentent un noyau, contracté au sein d'une auréole, dont la chromatine est

diffuse, tandis que le cytoplasme basal adsorbe le magenta, l'orange G, la fuchsine acide (fig. 11 C).

On voit autour des ampoules pyloriques de nombreux éléments cellulaires libres composés de cellules hémolymphatiques, en particulier de cellules à grains réfringents, mais je n'ai pas observé d'images de pénétration de ces cellules dans la lumière des ampoules. Il y a, d'autre part, certaines cellules libres qui présentent des analogies de structure avec certaines cellules de l'épithélium intestinal, mais je n'ai pas vu d'images nettes d'émigration de ces dernières dans le tissu conjonctif péri-intestinal, comme je l'ai observé chez *Botryllus schlosseri*.

AU NIVEAU DU RECTUM TERMINAL. — Les ampoules et les tubules pyloriques sont beaucoup plus rares et ils sont le siège d'une activité beaucoup plus faible qu'au niveau de l'intestin moyen. Ils sont formés, pour la plupart, par un épithélium très aplati composé de cellules à noyau peu modifié et à cytoplasme clair ne contenant pas d'inclusions (fig. 11 B).

Le tronc collecteur est formé, au niveau des branches secondaires qui cheminent le long de l'intestin, de cellules cubiques à noyau arrondi. Au fur et à mesure que l'on va vers l'embouchure dans l'estomac, le calibre du tronc collecteur devient plus gros et l'épithélium a tendance à devenir cylindrique. Cet épithélium est très nettement cilié dans la portion terminale du canal collecteur.

POLYCITORIDÆ

Holozoa magnilarva (Della Valle).

Je n'ai pas pu faire d'étude, sur le vivant, de cette espèce.

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR COUPES. — Sur coupes, la glande pylorique, très développée, est surtout localisée au niveau de l'intestin moyen et du rectum. Le canal collecteur, de gros calibre, débouche presque en plein milieu de l'estomac et présente sur son trajet une volumineuse vésicule.

L'épithélium des ampoules pyloriques est le siège d'un cycle net (fig. 14 A). Au début, cet épithélium est élevé, formé de cellules cubiques. Les noyaux arrondis ou légèrement ovalaires ont une chromatine disposée en grains bien distincts. Le cytoplasme vacuolisé est acidophile, il semble qu'il contenait quelques inclusions dont certaines ont échappé à la destruction consécutive à la fixation; celles-ci sont homogènes, non réfringentes, acidophiles. Les autres grosses vacuoles, sans doute vidées, sont optiquement vides. Ces vacuoles sont basales par rapport au noyau. Dans la lumière des ampoules pyloriques, il y a souvent un coagulum acidophile; il semblerait qu'il y a parfois à l'apex des cellules une sécrétion acidophile, homogène et adhérente à cet apex. Ensuite, l'épithélium tend à s'aplatir et le tubule paraît renfermer un coagulum plus dense, avec tractus. Le noyau des cellules subit alors une évolution assez comparable à celle que l'on observe chez *Styela plicata*. La chromatine se présente sous la forme de grains plus diffus, le noyau avec la coloration trichromique de Cajal paraît devenir amphophile, tandis qu'à l'hémalum il est assez uniformément basophile. Puis il semble perdre sa

chromatine et, consécutivement à cette perte, il apparaît dans le cytoplasme des inclusions qui adsorbent le magenta et l'orange G, mais paraissent dépourvues d'affinité propre pour ces colorants. Il paraît y avoir les mêmes extrusions chromatiques que celles qui ont été décrites à propos de *Styela plicata*.

Le canal collecteur présente, chez *Holozoa*, une particularité exceptionnellement observée chez les autres Ascidies. Il est en effet caractérisé par la présence sur son trajet d'une grosse vésicule déjà très bien décrite par LAHILLE [49]. CAULLERY [9], en 1908, fit de la présence ou de l'absence de cette vésicule une différence essentielle entre le genre *Distaplia* et le genre *Sycozoa*. MICHAELSEN [57], plus récemment, est revenu sur cette question à propos de ce dernier genre et il donne quelques détails sur la situation



FIG. 12.

Holozoa magnilarva. Coupe histologique montrant la disposition de la vésicule pylorique par rapport au tube digestif; — *est*, estomac; *im*, intestin moyen; *te*, branche du canal collecteur allant vers l'estomac; *tp*, *idem*, vers les tubules péri-intestinaux; *tup*, tubules pyloriques; *vp*, vésicule pylorique. (× 120.)

et la forme de cette vésicule. Chez *Distaplia cylindrica* (Lesson), il signale qu'il y a de légères différences dans sa situation et son orientation, suivant qu'il s'agit d'individus jeunes ou âgés, mâles ou femelles (cette espèce est en effet caractérisée par son gonochorisme, tous les zoïdes d'un même cormus étant du même sexe). Chez *Distaplia*, la forme de la vésicule est variable suivant les espèces (ovoïde, sphérique ...); chez *Distaplia cylindrica* son diamètre est d'environ 65 μ .

Chez *Holozoa magnilarva*, la vésicule est située dans la concavité de l'anse digestive, presque au contact des testicules (fig. 12). Elle a une forme assez régulièrement sphérique, son diamètre moyen sur coupes est d'environ 200 μ . On voit un canal afférent venant de la région moyenne de l'intestin, où il est formé par la réunion de trois ou quatre troncs secondaires. De la vésicule part un canal de gros calibre qui se dirige vers l'estomac, où il se jette en son milieu. Le plus souvent, ces deux canaux sont situés aux pôles opposés de la vésicule, mais quelquefois ils se détachent de cette dernière en des points très rapprochés.

La vésicule est entourée par une capsule conjonctive très épaisse, parfois aussi épaisse que l'épithélium lui-même (fig. 13 *b*). Celui-ci est presque pavimenteux, composé de cellules aplaties disposées sur une seule couche. Les noyaux sont ovalaires, la chromatine s'y présente le plus souvent sous forme de grains distincts. Parfois, les noyaux sont fortement colorés et la chromatine paraît diffuse, mais on ne voit pas d'images de dégénérescence nucléaire. Le cytoplasme est assez clair, il est surtout condensé à la périphérie de la cellule où l'on voit souvent des granulations adsorbant intensément le magenta. Des coupes très tangentielles de la vésicule montrent que les cellules sont polyédriques, disposées à la manière d'un carrelage (fig. 13 *c*). On remarque, dans le cytoplasme des cellules, une vacuole de coloration jaunâtre légèrement réfringente, le

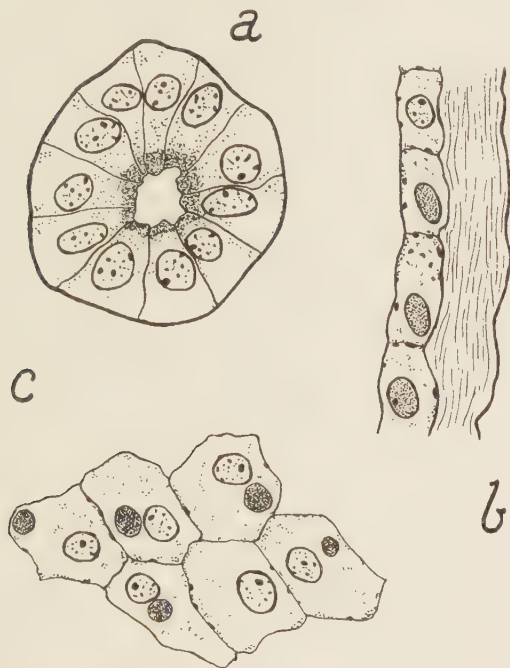


FIG. 13.

Holozoa magnilarva. — *a*, coupe du canal collecteur (portion comprise entre la vésicule et l'estomac); *b*, coupe de l'épithélium de la vésicule pylorique montrant l'épaisse capsule conjonctive; *c*, cellules de la vésicule vues de face, avec grosse vacuole juxta-nucléaire. ($\times 1\ 650$.)

plus souvent juxta-nucléaire, quelquefois excentrique, dont le volume est un peu inférieur à celui du noyau. Cette vacuole se voit d'une façon assez constante.

Le canal collecteur, aussi bien en deçà qu'au-delà de la vésicule, est formé de cellules cubiques à noyaux arrondis (fig. 13 *a*). C'est à dessein que j'ai employé ici le terme de canal pour la formation qui raccorde la vésicule au tube digestif. Je n'ai certes pu tenter de l'injecter comme je l'ai fait chez *Styela* et *Ciona*, mais je l'ai suivi sur coupes et ce canal ne me semble pas présenter de zones oblitérées.

***Distaplia bermudensis* (Van Name).**

J'ai pu étudier des échantillons de *Distaplia bermudensis* provenant de Dakar et déterminés par J.-M. PÉRÈS. La glande pylorique y a sensiblement le même aspect que chez *Holozoa magnilarva*, elle présente cependant quelques particularités. Tout d'abord, les ampoules pyloriques paraissent beaucoup moins nombreuses et plus clairsemées le long de l'intestin moyen et du rectum. Le cycle de l'épithélium aboutit dans sa phase

ultime à une dégénérescence caractérisée par la présence dans le cytoplasme de larges plages de substance « colloïde » adsorbant intensément le magenta. D'autre part, fait très caractéristique, les cellules immédiatement au contact des ampoules pyloriques présentent les modifications maintes fois observées chez d'autres espèces : contraction des noyaux, cytoplasme adsorbant le magenta, l'orange G et la fuchsine acide (fig. 14 E).

Le canal collecteur présente, comme chez *Holozoa*, une vésicule, mais celle-ci, assez régulièrement sphérique, a un diamètre plus petit (110 à 120 μ sur coupes). La vésicule pylorique a donc un volume variable, suivant les espèces de *Distaplia*. L'épithélium de la vésicule (fig. 14 C) est du type pavimenteux, composé de cellules aplaties polygonales

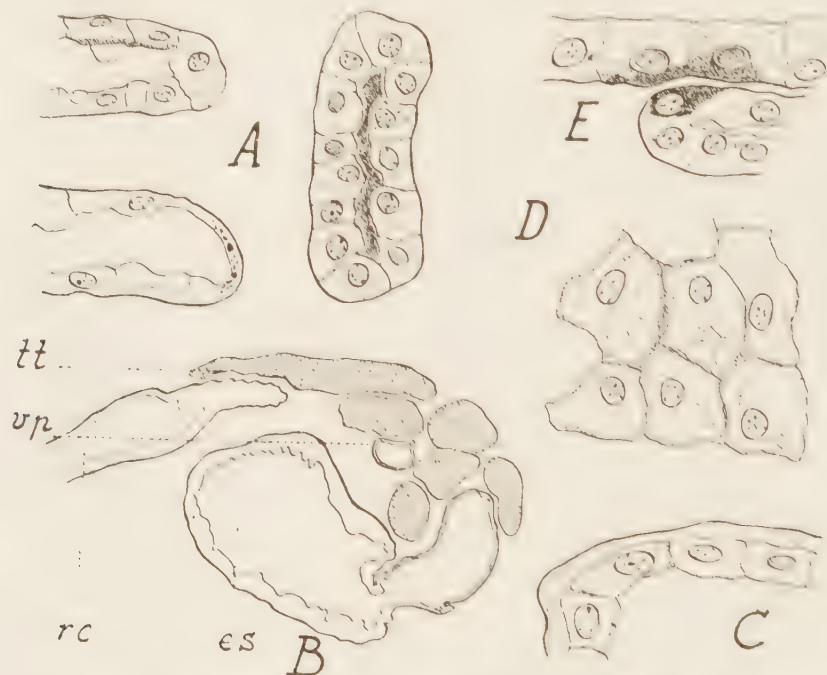


FIG. 14. — *Holozoa magnilarva* et *Distaplia bermudensis*. — A. Ampoules pyloriques de *Holozoa magnilarva* à différents stades. — B. Coupe de tube digestif de *Distaplia bermudensis*; es, estomac; re, rectum; tt, testicules; vp, vésicule pylorique. — C. Epithélium de la vésicule pylorique de *Distaplia bermudensis*. — D. Cellules de cette vésicule vues de face. — E. Coupe montrant une portion d'ampoule pylorique de *Distaplia bermudensis* avec au contact des cellules intestinales à noyaux contractés. ($\times 1\,240$, sauf B : $\times 110$.)

dont le cytoplasme est disposé en liséré à la périphérie (fig. 14 D). Dans les cellules, on voit une formation arrondie, légèrement plus petite que le noyau, qui paraît être une condensation du cytoplasme et qui correspond sans doute à la vacuole réfringente de *Holozoa*.

Cystodites delle chiajei (Della Valle).

J'ai examiné des échantillons de *Cystodites delle chiajei*, de Dakar, déterminés par J.-M. PÉRÈS, et un cormus recueilli par dragage dans le golfe de Marseille.

Sur coupes, l'épithélium des ampoules pyloriques est le siège d'un cycle qui rappelle beaucoup celui observé chez *Styela plicata*. Au début, l'épithélium est élevé, composé de

cellules cubiques à noyau, avec chromatine disposée en grains bien visibles et à cytoplasme acidophile. Puis la chromatine devient plus diffuse, tandis que le noyau semble se contracter et s'entoure d'une auréole claire (fig. 15 A). Le noyau, enfin, dégénère et se désagrège. Le cytoplasme, au début acidophile, tend à devenir basophile ou, plus exactement, à adsorber de plus en plus intensément certains colorants, tels le magenta et l'orange G. Dans un stade ultime (fig. 15 A, b), les noyaux ont disparu et l'épithélium

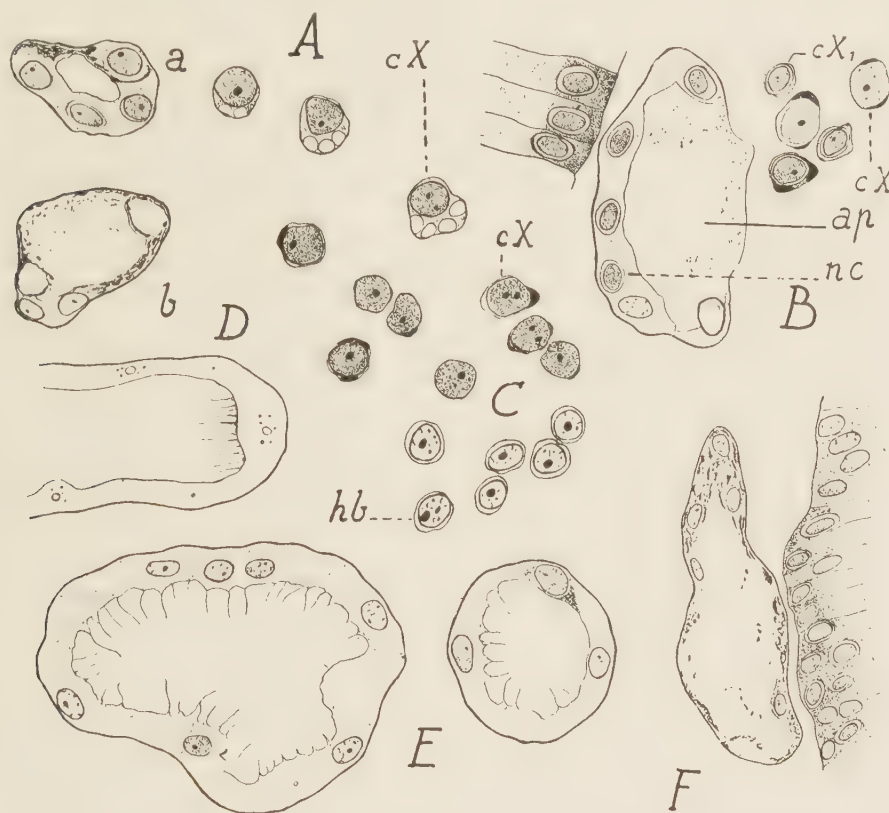


FIG. 15. — *Cystodites delle chiajei* et *Eudistoma tridentatum*. — A. Ampoules pyloriques de *Cystodites delle chiajei* : a, ampoule au 2^e stade; b, ampoule au stade ultime de son évolution. — B. Idem : ap, ampoule pylorique; cX, cellules parapyloriques; cX₁ cellule parapylorique récemment détachée de l'épithélium pylorique, on remarquera la ressemblance du noyau avec ceux de cet épithélium qui présentent le phénomène de contraction (nc); in, épithélium intestinal. — C. Eléments libres au voisinage de la glande pylorique; cX, cellules parapyloriques; hb, hémohistioblastes. — D. Tubule pylorique d'*Eudistoma tridentatum* vu sur le vivant. — E. Coupes d'ampoules pyloriques d'*Eudistoma tridentatum*, au début de leur évolution. — F. Idem, stade ultime avec épithélium intestinal très modifié. (× 1 100, sauf D : × 1 010.)

est réduit à une mince pellicule homogène intensément colorée par le magenta et l'orange G.

L'épithélium intestinal situé au contact des ampoules pyloriques présente des modifications particulières (fig. 15 B). Alors qu'il est formé ailleurs de cellules cylindriques hautes, il est constitué dans cette zone de cellules plus aplaties, cubiques, dont le noyau apparaît comme contracté au sein d'une auréole claire, cet aspect du noyau étant éminemment caractéristique des régions en contact avec des ampoules pyloriques

évoluées. Cette modification se fait brusquement sans transition d'une cellule à la cellule voisine.

Dans cette région privilégiée de l'intestin moyen se rencontrent, autour de la glande pylorique, des cellules parapyloriques migratrices identiques à celles que je décris en détail à propos d'autres espèces (*Styela plicata*, *Ascidia aspersa*). Elles ont un gros noyau à chromatine diffuse ou très finement granuleuse et un gros nucléole (quelquefois deux). Leur cytoplasme présente, dans certains cas, une vacuolisation très importante, mais le plus souvent il adsorbe intensément le magenta et l'orange G; il se présente alors sous la forme de deux petites hernies très colorées disposées d'une manière symétrique par rapport au noyau, ce qui donne à ces cellules un aspect très caractéristique (fig. 15 C). Le noyau occupe le plus souvent la presque totalité de la cellule, il ne paraît pas contracté, sauf dans quelques rares cas où l'on voit une très mince auréole claire à la périphérie.

Les cellules migratrices parapyloriques sont souvent intimement mêlées à des hémohistioblastes (fig. 15 C) dont il est facile de les distinguer. Ces derniers, en effet, sont légèrement plus petits; leur noyau, qui a aussi un gros nucléole, présente une chromatine disposée sous la forme de gros grains bien distincts, leur cytoplasme basophile n'adsorbe pas le magenta et l'orange G.

Si chez certaines espèces, *Botryllus schlosseri* en particulier, un doute peut subsister quant à l'origine des cellules parapyloriques, il n'en est pas de même chez *Cystodites dellechiaiei*. Les coupes montrent, en effet, avec une netteté particulière tous les aspects intermédiaires entre les cellules faisant indiscutablement encore partie intégrante de l'épithélium de la glande pylorique et les cellules parapyloriques isolées et bien reconnaissables (fig. 15 B). Les caractères cytologiques de l'épithélium intestinal privilégié sont d'ailleurs un peu différents, quoique les noyaux soient également contractés, et ils préviennent toute confusion.

En revanche, la destinée ultime des cellules parapyloriques est difficile à fixer avec certitude. Quoique leur cytoplasme soit susceptible de se vacuoliser, elles ne paraissent pas aptes à élaborer des inclusions. En l'absence de tout rapprochement possible entre ces cellules parapyloriques, d'une part, et des éléments plus différenciés libres dans l'hémolymph, d'autre part, je suis obligé de supposer que ces cellules sont détruites (peut-être lysées ?) sur place. La seule chose certaine est que quelques-unes d'entre elles sont ingérées par des phagocytes univacuolaires, mais le nombre de ces cas de phagocytose reste réduit et on ne peut songer à considérer ce dernier phénomène comme l'achèvement normal de l'évolution des cellules parapyloriques.

En résumé, la modification de la structure de l'épithélium intestinal au contact des ampoules pyloriques et la présence dans cette région de cellules parapyloriques certainement issues des ampoules sont des phénomènes en tout point comparables à ce qui a été observé chez *Styela plicata* et *Ascidia aspersa*. La seule différence réside dans l'évolution ultérieure des cellules parapyloriques qui chez ces dernières évoluent, nous l'avons vu, en cellules à grains réfringents de caractère sans doute tréphocytaire.

CANAL COLLECTEUR. — Le canal collecteur, composé de cellules cubiques, se jette dans l'estomac au niveau de l'union du tiers moyen et du tiers postérieur. Il présente sur son trajet une dilatation de volume variable, mais qui ne m'a jamais paru atteindre les dimensions ni l'importance de la vésicule de *Holozoa*.

Genre EUDISTOMA

J'ai étudié les espèces suivantes : *Eudistoma tridentatum* (Heiden) ; *E. plumbeus* (Della Valle) ; *E. pæsslerioides* (Michaelson) ; *E. planum* (Pérès).

Eudistoma tridentatum (Heiden).

ETUDE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique est assez bien visible. Elle est composée de tubules optiquement vides ne contenant pas de concrétions (fig. 15 D). L'épithélium est syncytial, on y voit quelques très rares grains réfringents et quelques granulations pigmentées. Il présente par endroits des irrégularités faisant hernie dans la lumière, ces irrégularités semblant correspondre aux noyaux des cellules. On voit des tractus cytoplasmiques. Dans le fond des tubules, le cytoplasme de l'épithélium pousse des prolongements qui forment une bordure de filaments assez courts, très denses, rigides et ne paraissant animés d'aucun battement, ce qui semble indiquer qu'il ne s'agit pas de cils.

ETUDE SUR COUPES. — La glande pylorique est très développée, mais très localisée, surtout au niveau de l'intestin moyen.

Elle est le siège d'un cycle cyto-nucléaire très important : au début, l'épithélium est composé de cellules à noyau dont la chromatine est disposée en grains distincts ; le cytoplasme est très clairsemé, lacunaire. A leur extrémité apicale, les cellules présentent les formations vues sur le vivant, dont il est très difficile, ici aussi, de dire s'il s'agit d'expansions cytoplasmiques ou de véritables cils, car malgré l'emploi de très forts grossissements je n'ai pu voir de corpuscules basaux (fig. 15 E). Ces expansions paraissent colorées en vert par la méthode de Masson. Ensuite, la chromatine devient plus diffuse et le noyau prend une coloration plus intense et uniforme. Le cytoplasme est le siège de transformations qui se traduisent par une affinité de plus en plus marquée pour le magenta et l'orange G. Dans un stade ultime (fig. 15 F), les expansions cytoplasmiques ont disparu, le cytoplasme présente de grandes plages de « colloïde » intensément colorées par le magenta et le noyau dégénère et se désagrège.

On rencontre ici, comme chez la plupart des espèces d'Ascidies, les mêmes modifications de la structure de l'épithélium intestinal situé au contact des ampoules arrivées au stade ultime de leur évolution (fig. 15 F) : le noyau des cellules intestinales est contracté, le cytoplasme de ces dernières adsorbe intensément le magenta, et ces modifications sont exclusivement limitées aux zones en contact avec la glande pylorique. Il semble aussi qu'il y a des cellules migratrices parapyloriques, mais leur existence est beaucoup moins certaine que chez *Cystodites*.

Eudistoma plumbeus (Della Valle).

On observe une grosse analogie avec *Eudistoma tridentatum*. Les ampoules pyloriques paraissent être un peu plus nombreuses, elles sont le siège d'un cycle identique. De même, dans la muqueuse intestinale voisine, il y a de nombreuses cellules à noyau contracté qui ont le même aspect et les mêmes affinités pour les colorants que les cellules de l'épithélium pylorique.

Eudistoma planum (Pérès).

La glande pylorique paraît beaucoup moins développée que chez les deux espèces précédentes, mais le cycle est à peu près le même. En particulier, la muqueuse intestinale en contact avec des ampoules pyloriques évoluées présente les modifications de structure et de coloration signalées plus haut. Il semble qu'il y ait des cellules migratrices.

Eudistoma pæsslerioïdes (Michaelsen).

Il n'y a aucune différence sensible avec les trois espèces étudiées plus haut.

DIDEMNIDÆ

On trouve dans la littérature peu de renseignements sur la glande pylorique des *Didemnidæ*. LAHILLE [49], qui l'appelle tantôt organe rénal, tantôt glande stomacale, signale son existence chez *Didemnum cereum* (= *Tridemnum tenerum*) et chez *Diplosomoïdes lacazei* (= *Polysyncraton lacazei*) où, dit-il, il est fort difficile de l'apercevoir sans préparation. HARANT [28] donne quelques précisions anatomiques sur la glande pylorique de *Polysyncraton lacazei* et dit que chez *Didemnum grassei* les tubes rénaux sont sans caractères spécifiques. BRÉMENT [6], dans un article sur « Deux nouveaux *Didemnidæ* du golfe du Lion », qui sont *Didemnum peyrefittense* et *Polysyncraton canetensis*, étudie la glande pylorique et en donne de beaux dessins.

Il apparaîtrait en première analyse, d'après ces quelques renseignements, que dans la famille des *Didemnidæ* l'organisation de la glande pylorique serait conforme au schéma général. Il n'en est rien en réalité et l'examen que j'ai pu faire de différentes espèces de *Didemnidæ* me permet de décrire deux grands types de glande pylorique : 1° Un type avec grosse vésicule pylorique placée en dérivation sur le canal collecteur. 2° Un type sans vésicule pylorique, conforme en somme au type classique.

A. — TYPE AVEC VÉSICULE PYLORIQUE

J'ai rencontré ce type chez deux espèces, *Diplosoma gelatinosum* (Milne-Edwards), forme typica, et *Didemnum lahillei* (Hartmeyer).

Diplosoma gelatinosum (Milne-Edwards).

ETUDE SUR LE VIVANT. — Sur le vivant, la glande pylorique montre une structure tout à fait particulière et jamais signalée.

La partie principale de la glande est constituée par une volumineuse vésicule située dans l'anse intestinale et masquée par les testicules (fig. 16, 1). Cette vésicule est limitée par un épithélium extrêmement aplati, à noyaux espacés, et dont le cytoplasme renferme quelques inclusions sphériques inégales, un peu réfringentes et rétives aux colorations

vitales (fig. 16, 2). La lumière de la vésicule contient une sécrétion incolore, homogène, sans doute colloïdale.

De la vésicule se détache un canal qui, plus ou moins près de son origine, se bifurque en deux troncs. L'un de ceux-ci se dirige vers l'estomac dans lequel il s'ouvre au voisinage de l'extrémité postérieure de celui-ci. L'autre se dirige vers le rectum et se termine en cul-de-sac le long de sa paroi. L'épithélium du canal stomacal et du tube rectal a les mêmes caractéristiques cytologiques que l'épithélium de la vésicule pylorique, à ceci près que les cellules au lieu d'être aplaties sont cubiques. De plus, les cellules du canal stomacal, et sans doute celles de la partie proximale du tube rectal, présentent une bordure ciliaire dense, formée de cils longs qui, chose curieuse, entretiennent un courant dirigé vers la vésicule (fig. 16, 3).

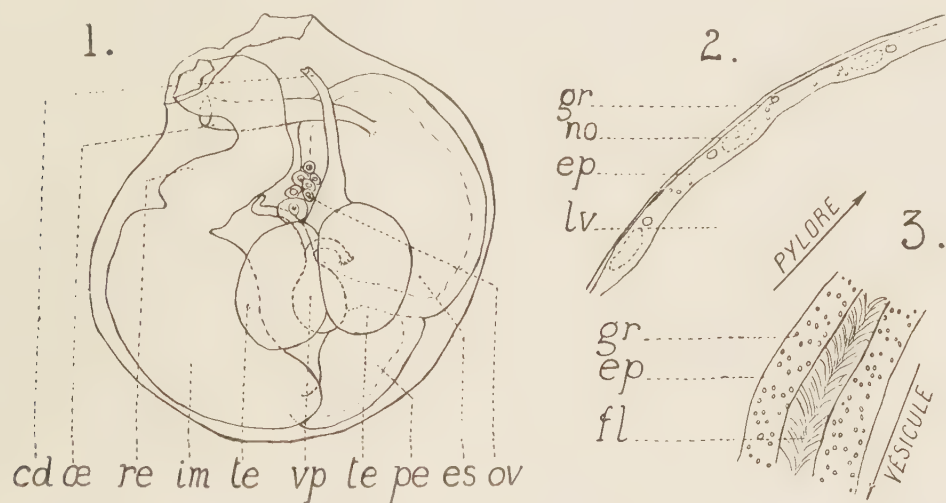


FIG. 16. — 1. Abdomen de *Diplosoma gelatinosum*, vu par transparence à l'état vivant : *cd*, canal déférent; *es*, estomac; *im*, intestin moyen; *æ*, œsophage; *ov*, ovaire; *pe*, post-estomac; *re*, rectum; *vp*, vésicule pylorique de laquelle part le canal collecteur qui se divise en deux troncs ($\times 100$). — 2. Épithélium de la vésicule pylorique, à l'état vivant : *ep*, épithélium; *gr*, granulation réfringente; *lv*, liquide vésiculaire; *no*, noyau ($\times 1\,010$). — 3. Canal de la glande pylorique, à l'état vivant : *ep*, épithélium; *fl*, flagelles; *gr*, granulation réfringente. ($\times 600$.)

Le liquide renfermé dans la vésicule pylorique se colore vitalement en rose vif par le rouge neutre, ce qui est l'indice d'un pH acide, et en bleu vert par le sulfate de bleu de Nil. Ces réactions vis-à-vis des colorants vitaux sont exactement identiques à celles que j'ai trouvées dans la glande pylorique chez toutes les autres Ascidies étudiées, ce qui ne saurait étonner.

ETUDE SUR COUPES. — Sur coupes (fig. 17 A), l'épithélium de la vésicule, très aplati, montre des noyaux elliptiques allongés médiocrement chromatiques. Vues de face, les cellules de cette vésicule pylorique montrent un contour polygonal et un noyau assez gros, dépourvu de nucléole et avec une chromatine en mottes. Le cytoplasme, très clair, est incolore ou faiblement acidophile. La lumière de la vésicule contient souvent un fin coagulum.

L'épithélium du canal collecteur et de ses deux troncs est formé de cellules cubiques à noyau arrondi, avec grains de chromatine bien visibles. Sur coupes, les cils sont très malaisés à retrouver, exception faite de la région du canal collecteur voisine de son embouchure dans l'estomac, où on les voit très nettement. Il y a là d'ailleurs une difficulté sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir à propos de la structure de la glande pylorique d'autres espèces. Il apparaît en effet que, d'une manière générale, les cils ou flagelles des formations pyloriques, s'ils existent, sont extrêmement fragiles et qu'il faut avoir recours à de nombreux recoupements avant de conclure si l'on se trouve en présence de formations vibratiles ou de tractus cytoplasmiques.

Il y a, autour de la vésicule pylorique, une grosse accumulation de cellules ressemblant beaucoup aux hémohistioblastes de premier ordre avec un cytoplasme assez basophile. Je reviendrai plus loin sur la signification de ces cellules un peu particulières et nous verrons, après l'étude de *Lissoclinum pseudoleptoclinum*, chez qui l'on retrouve des

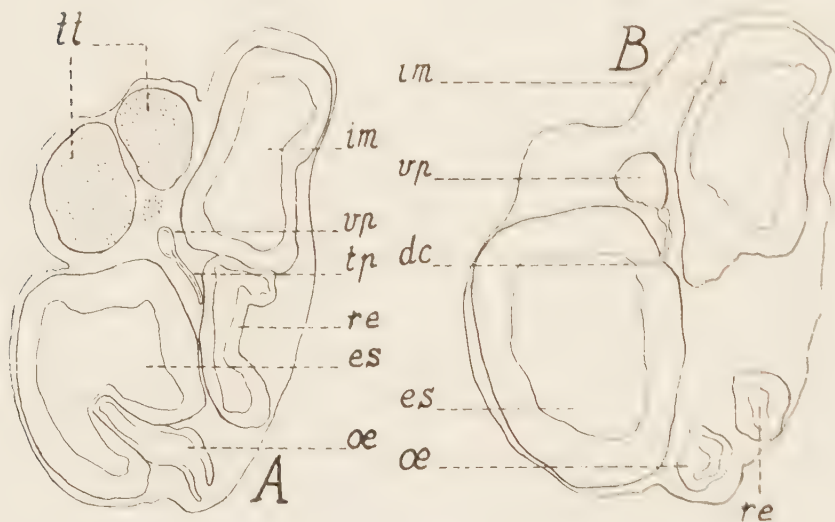


FIG. 17.
Diplosoma gelatinosum.—
A. Coupe sagittale : es, estomac; im, intestin moyen; œ, œsophage; re, rectum; tp, tube pylorique allant de la vésicule pylorique vers le rectum. — B. Idem, montrant le débouché du canal pylorique (dc) dans l'estomac (mêmes lettres que A). (× 120.)

phénomènes comparables, l'interprétation que l'on peut donner de ces faits et les hypothèses qu'ils suggèrent.

La constatation d'une véritable vésicule dans la glande pylorique de *Diplosoma* m'a paru tellement surprenante que j'ai voulu éliminer toutes les objections qui se présentaient à moi avant d'en affirmer la réalité. On ne peut, en effet, confondre ce dispositif avec une ébauche embryonnaire et, plus spécialement, avec les tubes épicaudiques, les caractères cytologiques embryonnaires des cellules qui composent ces derniers ne pouvant faire de doute. Il ne peut s'agir non plus du système cardiopéricardique, celui-ci aisément reconnaissable à la présence de quelques fibres striées coexistant sur certaines coupes avec la vésicule pylorique. Enfin, le réservoir séminal décrit sur le trajet du canal déférent est un renflement et non une vésicule; il est, d'autre part, bourré de spermatozoïdes. Le meilleur critérium de l'existence de cet appareil pylorique vésiculaire, en dehors de son observation sur le vivant, me paraît être le fait qu'on voit, sur des coupes en séries, un canal collecteur partant de la vésicule et se jetant dans l'estomac (fig. 17 B).

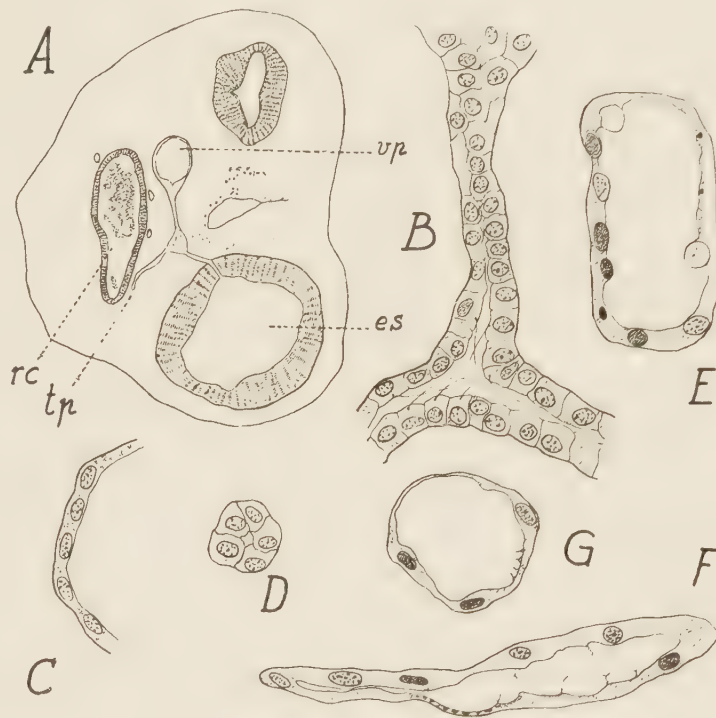
En définitive, le point sur lequel je crois devoir insister, en dehors de l'existence de la vésicule pylorique, est celui-ci. La glande pylorique elle-même, ici réduite à un seul tubule, s'oriente vers la région rectale et vers celle-ci seule. Il n'y a pas de glande pylorique dans la région de l'intestin moyen.

Didemnum lahillei (Hartmeyer).

Il existe indiscutablement, chez *Didemnum lahillei*, la même disposition que chez *Diplosoma gelatinosum*, c'est-à-dire que la glande pylorique se compose essentiellement d'une vésicule pylorique avec un canal stomacal et des tubules rectaux. J'ai eu la chance

FIG. 18.

Didemnidæ. — A. Coupe de *Didemnum lahillei* montrant l'ensemble de l'appareil pylorique : *es*, estomac; *im*, intestin moyen; *re*, rectum; *tp*, tubule pylorique rectal; *vp*, vésicule pylorique. — B. Bifurcation du canal collecteur de la figure précédente (avec la même orientation), grossie 1 650 fois. — C. Epithélium de la vésicule pylorique de *Didemnum lahillei*. — D. Tubule pylorique rectal de *Didemnum lahillei*. — E. Ampoule pylorique de *Trididemnum tenerum*. — F. *Idem*. — G. Ampoule pylorique de *Polysyncrator lacazei*. (× 1 100, sauf A : × 140.)



de tomber sur une coupe particulièrement heureuse qui m'a montré cette disposition d'une manière schématique (fig. 18 A). Je n'ai pas pu faire d'étude sur le vivant, n'ayant pas eu d'échantillons. Sur un cormus, conservé dans le formol neutre, j'ai constaté la présence de la vésicule pylorique et des tubes rectaux, mais je n'ai pas pu faire d'étude topographique.

La vésicule pylorique paraît beaucoup moins développée que chez *Diplosoma* et elle semble aplatie, du moins sur coupes. Le canal qui part de la vésicule se bifurque (fig. 18 B), une branche se dirige vers l'estomac où elle débouche à la partie postérieure, l'autre branche se dirige vers le rectum au niveau duquel elle se continue avec les tubules périrectaux.

L'épithélium, dans le fond de la vésicule, est formé de cellules très aplaties (fig. 18 C) qui paraissent syncytiales. Elles ont un noyau ovalaire et elles ne semblent pas être le

siège d'un cycle. Leur cytoplasme, très clairsemé, ne contient pas apparemment d'inclusions. Au fur et à mesure que l'on s'approche du point de départ du canal vésiculaire, l'épithélium s'élève et tend à devenir cubique.

Au niveau du canal, l'épithélium est formé de hautes cellules cubiques à noyau arrondi et à grains de chromatine bien visibles. Le cytoplasme de ces cellules, faiblement acidophile, a une structure alvéolée, ce qui est une présomption en faveur d'échanges liquides à ce niveau. Cet épithélium est cilié et, au moins dans la région de la bifurcation, il y a un long flagelle central unique pour chaque cellule (fig. 18 B); ces flagelles paraissent battre vers l'estomac.

Les tubules rectaux sont peu nombreux, plus nombreux toutefois que chez *Diplosoma*. Ils sont localisés autour de la région de l'intestin située à hauteur de l'estomac. Ils sont constitués par un épithélium à cellules cubiques (fig. 18 D). Les noyaux paraissent tous à peu près semblables et il ne semble guère y avoir de cycle nucléaire ou, tout au moins, celui-ci est des plus sommaires. J'ai vu très nettement le raccordement de la deuxième branche du canal vésiculaire avec les tubules rectaux. Il ne semble pas non plus qu'il y ait de dilatations ou d'ampoules pyloriques.

Il est à remarquer que la vésicule pylorique peut assez facilement être confondue avec le cœur; cependant, la présence du canal dans le premier cas, la constatation de fibrilles musculaires dans le deuxième cas, permettent d'éviter l'erreur. Sur la figure 17 A, on voit la vésicule coexistant avec le cœur.

En somme, la disposition que j'ai décrite dans la glande pylorique de *Diplosoma gelatinosum* et de *Didemnum lahillei* est une disposition exceptionnelle qui n'a son équivalent dans aucune autre espèce d'Ascidie. En effet, si l'on peut faire un rapprochement avec la vésicule décrite sur le trajet du canal collecteur pylorique de certains *Polycitoridæ*, en particulier *Holozoa*, on ne peut assimiler les deux formations. Une différence importante est tout d'abord celle-ci : alors que chez *Diplosoma gelatinosum* et *Didemnum lahillei*, la vésicule est placée en dérivation sur le canal collecteur, chez *Holozoa* la vésicule est sur le trajet même du canal collecteur dont elle constitue un renflement; elle est, si l'on peut dire, placée « en série ». D'autre part, autour de la vésicule pylorique, chez *Holozoa* et *Distaplia*, on ne voit pas, comme chez *Diplosoma*, une accumulation importante de cellules libres particulières, cellules sur lesquelles je reviendrai plus loin.

B. — TYPE DE GLANDE PYLORIQUE SANS VÉSICULE

J'ai étudié ce type chez *Trididemnum tenerum*, chez la plupart des *Didemnum* autres que *Didemnum lahillei*, chez *Polysyncraton lacazei* et chez *Lissoclinum pseudo-leptoclinum*.

Trididemnum tenerum (Verrill).

Je n'ai pas eu d'échantillons vivants de *Trididemnum tenerum*.

Sur coupes, la glande pylorique est extrêmement développée. Elle est formée d'ampoules nombreuses et très dilatées, et de tubules. Il y a un canal collecteur qui débouche dans l'estomac à sa partie postérieure.

Le canal collecteur est formé par un épithélium à cellules cubiques, il est cilié.

Il présente quelquefois sur son trajet une dilatation qui peut donner l'illusion d'une vésicule, mais je ne pense pas qu'il y ait là un homologue de la vésicule de *Diplosoma gelatinosum* ou de *Didemnum lahillei*; cette dilatation n'est pas non plus aussi développée ni aussi constante que celle de *Holozoa*. Dans certains cas, il y a une grosse ampoule qui se déverse directement dans le canal collecteur.

Les ampoules pyloriques sont le siège d'un cycle très net et très important (fig. 18 F). Dans un premier stade, l'épithélium est élevé, irrégulier, et montre des tractus cytoplasmiques en « haubans »; les noyaux arrondis présentent une chromatine disposée en grains bien distincts; le cytoplasme relativement homogène est acidophile. Dans un deuxième stade, on assiste à un début de dégénérescence nucléaire; le noyau devient uniformément basophile, puis il s'envacuole (fig. 18 E) et il semble qu'il y ait achromasie nucléaire. Le cytoplasme toujours acidophile se vacuolise. Enfin, dans un dernier stade, les noyaux ont disparu, l'épithélium s'aplatit et il se charge de granulations très réfringentes, faiblement biréfringentes, qui adsorbent intensément le magenta avec la coloration trichromique de Cajal.

La réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck montre que : le noyau expulse sa chromatine qui, dès sa sortie, se disloque et cesse d'être « Feulgen-positive », mais le noyau conserve provisoirement sa structure et semble entouré par une vacuole. On peut se demander si ce ne sont pas les substances expulsées par le noyau qui provoquent l'apparition de cette vacuole. Ensuite le noyau se disloque. Il y a là un phénomène comparable à ce que j'ai observé chez *Styela plicata* et, ainsi que nous le verrons ultérieurement, chez *Botryllus schlosseri*.

La réaction de Feulgen-Rossenbeck montre, d'autre part, que les granulations réfringentes magentophiles observées à la phase ultime du cycle sont « Feulgen-négatives » et ne contiennent pas d'acide thymo-nucléique. Comment expliquer la formation de ces granulations ? On peut supposer que les noyaux libèrent leurs nucléoprotéides, que ces dernières se disloquent et que, vraisemblablement, les granulations réfringentes sont constituées par des produits de désintégration de celles-ci.

Espèces de *Didemnum* autres que *Didemnum lahillei*.

J'ai étudié la glande pylorique dans les espèces suivantes : *Didemnum fulgens* (Milne-Edwards); *D. maculosum* (Milne-Edwards); *D. dentatum* (Della Valle); *D. perforatum* (Giard).

ETUDE SUR LE VIVANT. — Ainsi que le remarquait déjà LAHILLE [49], la glande pylorique des *Didemnum* est très difficile à voir sur le vivant. La dissection de ces Ascidies est en effet très malaisée à cause, d'une part, de la petitesse des zoïdes et, d'autre part, de la présence des spicules.

D'une manière générale, on peut dire que la glande pylorique est peu développée; elle est beaucoup moins importante que chez *Trididemnum* ou *Polysyncraton*. Elle est très localisée et située autour de l'intestin postérieur dans la région qui fait face à l'estomac. Elle est composée de quelques tubules peu dilatés et il ne semble pas y avoir d'ampoules pyloriques. Il y a un canal collecteur qui débouche à la partie postérieure de l'estomac.

ETUDE SUR COUPES. — L'étude sur coupes confirme le faible développement de la glande pylorique. On peut, en effet, examiner un grand nombre de coupes de zoïdes sans rencontrer de tubules. L'épithélium qui compose ces tubules paraît être formé de cellules cubiques. Les noyaux sont presque tous au même stade; il ne semble donc pas y avoir de cycle nucléaire important. En somme, la structure de ces tubules se rapproche de celle des tubules rectaux de *Didemnum lahillei*, et ce qui différencie la glande pylorique de ce dernier de celle des autres espèces de *Didemnum* est la présence d'une vésicule sur le trajet du canal collecteur.

Polysyncraton lacazei (Giard).

La glande pylorique est très développée, mais elle est cependant localisée autour du rectum. Elle présente une grande analogie avec celle de *Trididemnum tenerum*. Elle est constituée de tubules et d'ampoules souvent très dilatées. BRÉMENT [6], chez *Polysyncraton canetensis*, très voisin de *Polysyncraton lacazei*, a déjà décrit « des tubes rénaux très dilatés et présentant souvent des extrémités ampulliformes ». Il y a un canal collecteur relativement court et d'un calibre assez gros, contrairement à l'opinion de LAHILLE [49] qui le décrit comme étant très grêle et fort long. Ce canal débouche au niveau du tiers postérieur de l'estomac. Il y a souvent une grosse ampoule pylorique, très dilatée, qui se continue directement avec le canal.

L'épithélium qui constitue les ampoules est formé de cellules qui sont le siège d'un cycle évolutif présentant une analogie certaine avec celui observé chez *Trididemnum tenerum*. Dans un premier stade, l'épithélium élevé présente des tractus bien visibles dans la lumière des ampoules; les noyaux sont à grains de chromatine distincts, le cytoplasme acidophile est vacuolisé (fig. 18 G). Dans un deuxième stade, on voit le noyau dégénérer, il devient uniformément basophile, la chromatine est disposée sous la forme de grains très diffus; puis l'épithélium s'aplatit, le cytoplasme s'éclaircit, les noyaux disparaissent, mais on ne voit pas les granulations réfringentes adsorbant le magenta observées chez *Trididemnum*. Le cycle nucléaire est donc moins net que chez ce dernier et il ne semble pas y avoir achromasie nucléaire.

Le canal collecteur est formé par un épithélium constitué de hautes cellules cubiques. Des cils vibratiles sont très visibles, particulièrement dans la région terminale voisine de l'estomac.

Lissoclinum pseudoleptoclinum (Drasche).

La glande pylorique est constituée par quelques très rares tubules rectaux et plusieurs grosses ampoules en forme de vésicules. Les ampoules ont un développement considérable, leur diamètre est souvent aussi grand que celui de l'intestin sous-jacent. Il y a en moyenne de trois à cinq grosses ampoules. Le canal collecteur, assez gros et rectiligne, se jette dans l'estomac, en général dans sa région médiane.

L'épithélium des ampoules est aplati, il rappelle celui de la vésicule de *Diplosoma*, mais il est le siège d'une beaucoup plus grande activité.

L'épithélium des tubules rectaux est plus élevé et paraît présenter un cycle; on y voit quelques noyaux contractés. Ces tubules se raccordent avec les ampoules.

Le canal collecteur est formé de cellules cubiques; il est cilié.

Ainsi que je l'ai constaté autour de la vésicule pylorique de *Diplosoma gelatinosum*,

j'ai observé autour des ampoules pyloriques de *Lissoclinum* une grosse accumulation de cellules ressemblant aux hémohistioblastes de premier ordre et qui présentent les mêmes caractères cytologiques, c'est-à-dire qu'elles ont un cytoplasme très basophile. Cette basophilie diminue à mesure que l'on s'éloigne des ampoules. Certaines de ces cellules ont plusieurs nucléoles, parfois deux nucléoles égaux, parfois un gros nucléole et un ou deux plus petits.

Ces cellules ressemblant à des hémohistioblastes correspondent ici encore à ce que j'ai appelé les cellules parapyloriques. Il faut noter que ces cellules parapyloriques ont souvent une structure dissymétrique; en particulier, celles de ces cellules qui sont au contact des ampoules montrent toujours un cytoplasme plus basophile sur la face proche de l'ampoule que sur leur face externe.

ORIGINE ET SIGNIFICATION DES CELLULES PARAPYLORIQUES CHEZ LES DIDEMNIDÆ

J'ai déjà, en étudiant *Styela plicata*, évoqué l'existence de ces cellules parapyloriques qui paraissent être à peu près constantes dans le voisinage des formations pyloriques chez toutes les espèces d'Ascidies que j'ai étudiées. Ces cellules parapyloriques ont une morphologie assez homogène dans toute la classe des Ascidiacées; malgré quelques divergences de détail, leurs caractéristiques essentielles sont l'extrême exigüité du cytoplasme fortement basophile ou, tout au moins, adsorbant énergiquement le magenta et, surtout, la basophilie diffuse du noyau. J'ai dit que, chez *Styela plicata*, je considère qu'elles sont issues de l'épithélium même des ampoules parvenu à un certain stade de son évolution. Cette hypothèse s'est d'ailleurs trouvée confirmée, comme je le montrerai, par des figures analogues observées chez un bon nombre d'autres espèces.

En ce qui concerne les Didemnidæ, c'est indiscutablement ce cas qui se présente chez *Lissoclinum pseudoleptoclinum*. J'ai revu, chez cette espèce, les cellules de l'épithélium des ampoules se détacher pour donner des cellules parapyloriques, et l'abondance particulière de celles-ci autour des ampoules confirme encore cette interprétation. La destinée des cellules parapyloriques, chez *Lissoclinum*, paraît assez étroitement déterminée; en effet, on voit apparaître dans le cytoplasme de certaines d'entre elles de petites inclusions réfringentes dont le nombre et la taille augmentent rapidement, non sans que les caractéristiques du noyau restent encore longtemps reconnaissables. Ces grains réfringents peuvent renfermer des cristallites biréfringents. Bref, ces cellules parapyloriques évoluent en cellules dites à grains réfringents que PÉRÈS [61] (1943) a reconnues chez de nombreuses espèces d'Ascidies et dont le caractère tréphocytaire, tout au moins au début de leur évolution, paraît peu douteux. Chez *Lissoclinum* donc, l'origine et la destinée des cellules parapyloriques paraissent appartenir au type le plus répandu.

En revanche, le cas de *Diplosoma gelatinosum* paraît nettement différent. On observe avec une particulière densité, autour de la vésicule pylorique, des cellules qui, au premier abord, en imposent pour des cellules parapyloriques. En réalité, un examen attentif montre que leur noyau n'a pas cet aspect diffus qu'il a dans les véritables cellules parapyloriques, il est clair et peu chromatique. Aucun caractère ne permet de séparer ces cellules des hémohistioblastes ordinaires et elles doivent être considérées comme tels. Je ferai remarquer d'autre part, que, précisément chez *Diplosoma*, le cycle de la glande pylorique est à peu près inexistant et notamment que le stade où l'on assiste à la con-

traction du noyau fait défaut. Il faut noter, cependant, que le cytoplasme de ces hémohistioblastes situés au contact de la vésicule est nettement plus basophile que celui des hémistioblastes que l'on observe en d'autres points du système hémolympatique et cette basophilie diminue graduellement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la vésicule. Sans anticiper sur les conclusions générales de ce travail, je crois bon d'attirer dès maintenant l'attention sur le fait suivant qui se dégage objectivement, je pense, des remarques histologiques que j'ai faites : il paraît infiniment probable qu'au niveau de la vésicule pylorique, chez *Diplosoma gelatinosum* ou des ampoules chez *Lissoclinum pseudoleptoclinum*, il y a passage de substances en direction du milieu intérieur. Dans le cas le plus général et qui est réalisé chez les *Didemnidæ* par *Lissoclinum*, les cellules des ampoules pyloriques elles-mêmes, parvenues à un certain stade de leur évolution, se dispersent en emportant ces substances et évoluent en tréphocytes. Dans le cas très particulier, et sans doute primitif, de *Diplosoma gelatinosum*, où le cycle n'existe pratiquement pas, il ne peut y avoir desquamation, les substances contenues dans la vésicule pylorique gagnent le milieu intérieur par diffusion simple. Elles sont recueillies par les hémohistioblastes dont elles favorisent sans doute la multiplication, probablement amitotique, car leur densité est particulièrement abondante autour de la vésicule pylorique. En raison des potentialités évolutives élevées des hémohistioblastes, cet apport de substances vraisemblablement nutritives se trouvera ainsi profiter indirectement à toutes les catégories de cellules mésenchymateuses.

CONCLUSIONS. — Il y a, en somme, chez les *Didemnidæ*, une certaine anarchie en ce qui concerne la glande pylorique. Les genres *Diplosoma* et *Lissoclinum* pourtant très proches, puisqu'ils ne diffèrent que par l'existence, chez le second, des spicules qui font défaut chez le premier, ont un appareil pylorique fondamentalement différent. Le genre *Trididemnum*, que je ne connais malheureusement que par *Trididemnum tenerum*, paraît avoir une glande à cycle très net. Dans le genre *Didemnum*, le cycle est au contraire des plus sommaires et l'espèce *Didemnum lahillei* se singularise par la possession d'une vésicule analogue à celle de *Diplosoma*. Dans le genre *Polysyncraton* enfin, pourtant si proche de *Didemnum* que VAN NAME (1945) le considère comme un simple sous-genre de *Didemnum*, on trouve au contraire une glande pylorique bien développée, avec un cycle assez net.

Il paraît, somme toute, y avoir un divorce complet entre l'évolution des formations pyloriques et les liens phylogénétiques que l'on suppose exister entre les divers genres de *Didemnidæ* et qui sont basés essentiellement sur la structure de la branchie et la disposition de l'appareil génital mâle.

POLYCLINIDÆ

A. — ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT

Synoicum argus (Milne-Edwards).

La glande pylorique est très visible sur la partie terminale du rectum. Elle ne présente pas d'ampoules, mais des dilatations terminales. Elle paraît constituée, non par des tubules, mais par des cordons de cellules vacuolaires comprimées (fig. 19 a). Les

vacuoles sont optiquement vides et l'épithélium qui borde ces vacuoles contient des granulations de pigment caroténoïde rouge orangé. On voit nettement la capsule conjonctive qui entoure la glande.

COLORATION POSTVITALE. — Avec le sulfate de bleu de Nil, on voit les vacuoles se colorer progressivement en bleu pâle, puis en bleu vif. Avec la coloration postvitale au rouge neutre, les vacuoles se colorent en rose pâle, ce qui indique un pH acide.

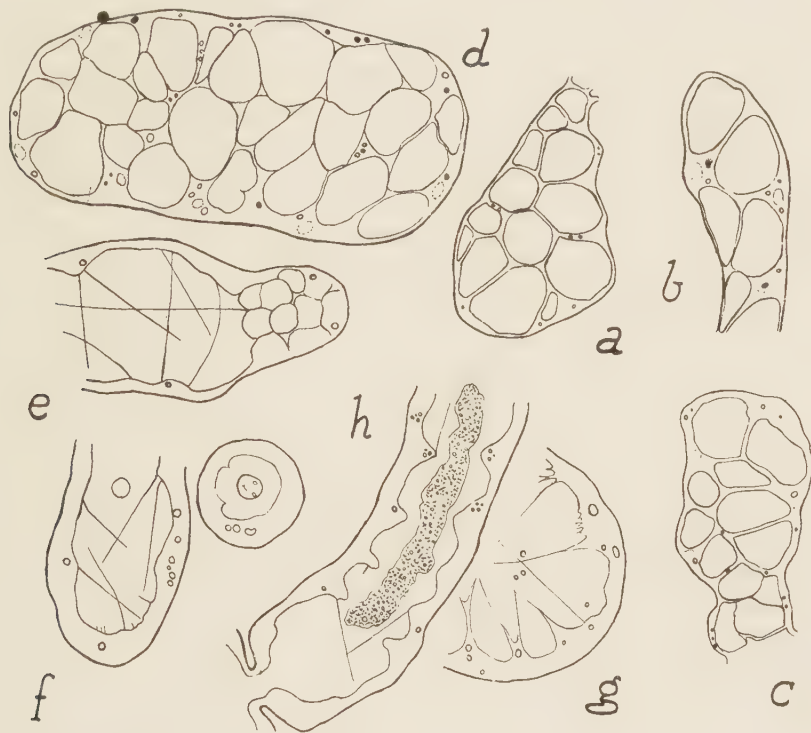


FIG. 19. — *Polyclinidae*. Glande pylorique vue sur le vivant. — *a*, *Synoicum argus*; *b*, *Amaroucium densum*; *c*, *Aplidium pallidum*; *d*, *Polyclinum aurantium*; aspect alvéolaire de la glande; *e*, *idem*, cul-de-sac terminal d'un tubule; *f*, *idem*, on voit dans la lumière de nombreux tractus cytoplasmiques; *g*, *idem*; *h*, tubule pylorique de *Polyclinum aurantium* avec concrétions « en boyau ». ($\times 870$.)

***Amaroucium areolatum* (Delle Chiaje).**

On fait les mêmes remarques que ci-dessus, mais la glande paraît plus dilatée. On voit des tubules avec des dilatations en chapelets. Certains tubules et certaines dilatations terminales donnent l'impression d'être pleins.

***Amaroucium nordmani* (Milne-Edwards).**

L'aspect de la glande est identique. Il semble que l'abondance plus ou moins grande des granulations caroténoïdes dépend uniquement, chez *Amaroucium* comme chez *Synoicum*, de l'état fonctionnel de la glande et non des espèces.

Amaroucium densum (Giard).

Mêmes remarques (fig. 19 *b*).

Amaroucium proliferum (Milne-Edwards).

L'aspect est identique, mais les culs-de-sac terminaux des tubules sont très dilatés.

Aplidium pallidum (Verrill).

L'aspect de la glande pylorique est le même que chez les espèces précédentes. On voit quelquefois des tubules avec de grosses vacuoles disposées en piles (fig. 19 *c*). Il y a dans l'épithélium des granulations réfringentes incolores, mais on ne voit que peu ou pas de granulations caroténoïdes.

Polyclinum aurantium (Milne-Edwards).

La glande pylorique est très difficile à voir. Elle paraît assez peu développée et elle est localisée sur la portion du rectum qui est en regard de la base de la branchie. Elle présente un aspect alvéolaire très caractéristique (fig. 19 *d*). Elle est constituée de tubules terminés par des lobules creux présentant des amas cellulaires dans le fond des culs-de-sac (fig. 19 *e*). Les cellules de l'épithélium, assez hautes, présentent quelques granulations réfringentes. Il y a dans la lumière des tubules des tractus cytoplasmiques (fig. 19 *f* et *g*). On observe parfois dans les tubules des concrétions réfringentes et même, dans certains cas, une sorte de boyau cohérent constitué par une accumulation de granulations contiguës qui paraissent élaborées par les cellules épithéliales (fig. 19 *h*).

En résumé, la glande pylorique, chez les *Polyclinidæ*, présente un aspect sensiblement le même chez toutes les espèces étudiées, à l'exception du *Polyclinum aurantium*. En général, assez difficile à voir et paraissant moins développée que chez les autres familles d'Ascidies, elle est constituée par des tubules souvent terminés par des dilata-tions, mais elle ne présente pas de véritables ampoules.

B. — ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR COUPES

Synoicum argus (Milne-Edwards).

L'examen sur coupes confirme que la glande pylorique est localisée à la partie subterminale de l'intestin, en face de l'estomac. L'épithélium pylorique est le siège d'un cycle et cette évolution cyclique correspond au niveau de l'épithélium intestinal avoisinant à une modification de la structure, les tubules pyloriques au début de leur évolution correspondant à un épithélium intestinal normal.

Le cycle peut se résumer ainsi : premier stade, la glande pylorique présente un aspect plurivacuolaire. Les noyaux, refoulés à la périphérie des vacuoles optiquement

vides, sont ovalaires, avec un petit nucléole et des grains de chromatine distincts (fig. 20 *b*). A ce stade correspond un épithélium intestinal normal. Dans un deuxième stade, les noyaux deviennent plus colorables et la chromatine a un aspect diffus. Au niveau de l'épithélium intestinal, on remarque un fin liséré adsorbant intensément le magenta et la fuchsine acide, situé à la partie basale des cellules; les noyaux de ces dernières commencent à se modifier et ils sont plus colorables. Le troisième stade est analogue, mais les cloisonnements visibles dans les tubules s'estompent et on voit quelquefois à la périphérie des vacuoles de fines granulations fuchsinophiles (fig. 20 *a*). Au niveau de la muqueuse intestinale où les noyaux sont contractés, on voit de jeunes cellules qui sont sans doute appelées à remplacer les cellules intestinales modifiées, après dégénérescence de celles-ci. Le canal collecteur, formé par la réunion de deux ou trois troncs, est court, il se jette dans l'estomac.



FIG. 20. — *Polyclinidae*. Glande pylorique vue sur coupes. — *a*, *Synoicum argus*; *b*, *idem*; *c*, *Aplidium pallidum*; *d*, *idem*; *e*, *Polyclinum aurantium*, ampoule avec épithélium complètement dégénéré; on voit, dans le bas de la figure, un noyau de l'épithélium encore bien reconnaissable. ($\times 1\,650$.)

***Amaroucium nordmani* (Milne-Edwards).**

La glande pylorique a un développement très variable d'un individu à un autre. Elle est analogue à celle de *Synoicum argus* : même situation, même cycle, cependant les modifications de l'épithélium intestinal au voisinage de la glande paraissent moins importantes.

***Amaroucium turbinatum* (Savigny).**

La glande est assez développée au niveau du rectum ; elle a un aspect alvéolaire. Elle présente un cycle peu important, on voit dans l'épithélium quelques noyaux à chromatine diffuse et quelques grains fuchsinophiles. Le canal collecteur débouche en plein estomac, entre deux cannelures,

Aplidium pallidum (Verrill).

La glande est peu développée, et elle présente un cycle peu important et inachevé (fig. 20 *c* et *d*); l'épithélium intestinal est, par ailleurs, modifié.

Polyclinum aurantium (Milne-Edwards).

La glande pylorique, chez *Polyclinum aurantium*, est le siège d'une activité beaucoup plus intense que chez les espèces de *Polyclinidæ* qui viennent d'être étudiées. Elle présente un cycle complet qui aboutit à la dégénérescence totale de l'épithélium pylorique (fig. 20 *e*). D'autre part, les cellules de la muqueuse intestinale avoisinant la glande présentent des modifications beaucoup plus importantes, la concentration des noyaux étant plus accusée et l'adsorption de la fuchsine acide par la partie basale des cellules étant plus intense. On remarque autour des tubules pyloriques une accumulation de cellules hémolymphatiques, en particulier d'hémohistioblastes. Le *Polyclinum aurantium* se distingue, de plus, des autres *Polyclinidæ* par le point de débouché du canal collecteur. Alors que chez ces derniers il est situé au niveau de l'estomac, chez *Polyclinum* il se trouve au niveau de la première portion de l'intestin, désignée souvent sous le nom de postestomac.

En résumé, la glande pylorique des *Polyclinidæ* (à l'exception de *Polyclinum aurantium*) présente un cycle net, mais inachevé, qui s'accompagne d'une modification de l'épithélium intestinal avoisinant. Chez *Polyclinum aurantium*, la glande pylorique paraît beaucoup plus active, le cycle est complet et les modifications observées au niveau de la muqueuse de l'intestin paraissent indiquer un rôle plus important.

CIONIDÆ**Ciona intestinalis** (Linné).

RAPPEL DE LA TOPOGRAPHIE DU TUBE DIGESTIF. — Le tube digestif, chez *Ciona intestinalis*, est situé en arrière de la branchie. Il a, en gros, la forme d'un U à concavité antérieure, dont les deux branches sont parallèles à l'axe longitudinal du corps de l'animal et dont la partie moyenne est incurvée dans un plan oblique. On peut y distinguer : un œsophage, un estomac, un intestin moyen et un rectum.

L'œsophage, de longueur moyenne (environ la moitié de celle de l'estomac), s'ouvre à la partie postéro-dorsale du pharynx. Il est transparent et sa surface externe porte des stries longitudinales. Sa face interne présente deux gouttières, dont l'une, peu marquée, prolonge le raphé dorsal.

L'estomac, ovoïde, de coloration jaunâtre, est lisse extérieurement. Il présente intérieurement des plis visibles de l'extérieur par transparence sous la forme de cannelures. Ces plis sont beaucoup moins profonds que ceux observés chez *Styela plicata*.

L'intestin moyen décrit une courbe à concavité antérieure qui entoure le cœur et l'ovaire. Tout autour, mais surtout sur la face externe de cet intestin moyen, se trouvent

des acini testiculaires qui lui donnent une coloration blanche opalescente. C'est au niveau de la région où l'oviducte aborde l'intestin moyen que se détache, en direction de la base de l'estomac, le canal collecteur de la glande pylorique. Je signalerai, enfin, la présence sur la convexité de l'intestin d'un bourrelet qui fait saillie dans la cavité intestinale. Ce bourrelet, appelé côte intestinale ou typhlosolis, commence dans l'estomac et se prolonge jusqu'au rectum.

Le rectum est situé dans la cavité péribranchiale, au-delà de la lame qui sépare celle-ci de la cavité générale. Sa surface externe ne présente pas d'acini testiculaires, mais on y voit cheminer côte à côte l'oviducte et le canal déférent. Le rectum se termine par un anus lobé.

HISTOLOGIE DU TUBE DIGESTIF. — L'œsophage est tapissé par un épithélium cylindrique composé de cellules à mucus ciliées. Ces cellules ont un noyau ovalaire situé généralement au niveau du tiers basal de la cellule et pourvu d'un assez gros nucléole. Leur cytoplasme est homogène et granuleux. Le tiers apical des cellules sécrète du mucus en abondance et leur apex porte un bouquet de cils. YONGE [89] décrit, au niveau de l'épithélium de l'œsophage, des cellules à mucus et des cellules ciliées, il n'y a en réalité qu'une seule sorte de cellules qui sont à la fois muqueuses et ciliées. Sur coupes transversales, on voit que la hauteur de l'épithélium n'est pas uniforme; en particulier, au niveau de la gouttière qui prolonge l'endostyle, les cellules sont beaucoup plus basses et ont tendance à devenir cubiques, le mucus est beaucoup moins abondant et les cils sont plus longs.

L'épithélium de l'estomac est un épithélium unistratifié composé de hautes cellules cylindriques. Ces cellules se présentent sous deux aspects : 1° des cellules à noyau légèrement ovalaire, avec un gros nucléole. Ces cellules paraissent plus colorées, surtout avec la coloration au bleu de toluidine; leur cytoplasme se présente le plus souvent en amas filamenteux denses disposés de part et d'autre du noyau; 2° des cellules dont le noyau est plus ovalaire, avec un nucléole plus petit; leur cytoplasme basal est granuleux et assez homogène, tandis qu'à la partie apicale il présente des grains arrondis de grosseur variable, occupant quelquefois toute la largeur de la cellule; ces grains sont colorés en vert par la coloration de Masson. Certaines de ces cellules sont très dilatées au niveau de leur partie apicale où le cytoplasme très clair contient une grosse inclusion arrondie colorée. Ces deux types de cellules portent à leur apex des cils peu allongés.

Sur coupes transversales, la zonation des cellules suivant leur position par rapport aux plis n'est pas aussi nette que chez *Styela plicata*. Cependant, dans le fond des sillons, il y a des cellules à cils courts et très apparents, avec noyau présentant un ou plusieurs gros nucléoles. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne du fond des sillons, le cytoplasme qui était très clair devient très basophile et il apparaît, à l'apex des cellules, quelques grains colorés en vert par la coloration de Masson. Au sommet des plis, les noyaux sont plus ovalaires, avec un nucléole généralement plus petit. La partie apicale des cellules présente de grosses sphères colorées en vert, dont certaines paraissent se déverser dans la lumière intestinale. La ciliation est moins nette. On pourrait être tenté de faire trois catégories de cellules, mais il y a, en réalité, une progressivité parfaite entre ces différents aspects et on voit tous les intermédiaires.

On voit, de place en place, dans l'épithélium stomacal, de petites dépressions au

niveau desquelles les cellules sont disposées en « écailles de bulbe de lis »; leur cytoplasme est beaucoup plus clair et leur nucléole est assez gros. Ces dépressions, d'après YONGE, correspondraient à des zones de régénération de l'épithélium.

Ainsi que YONGE le remarque, il n'y a pas de cellules à mucus au niveau de l'épithélium de l'estomac, sauf cependant au niveau de la région voisine de l'abouchement de l'œsophage. Il y a là une différence très notable avec ce que l'on voit chez *Styela plicata*.

Je n'ai pas retrouvé, chez *Ciona intestinalis*, les cellules à glycogène décrites par YONGE. Mais, par contre, on voit, dans la muqueuse stomacale de la plupart des individus examinés, de nombreux parasites que l'on peut identifier comme étant des Grégarines. Ces parasites ont un très gros noyau arrondi, avec un énorme nucléole. Ils sont le plus souvent situés à la base de l'épithélium digestif, à l'intérieur de la membrane basale, mais ils sont quelquefois plus ou moins enfoncés dans l'épaisseur de l'épithélium. L'analogie entre ces éléments et la description de YONGE est frappante, et je pense que les cellules à glycogène de YONGE n'existent pas en tant qu'éléments constitutifs de l'épithélium digestif.

L'intestin moyen est tapissé par un épithélium composé de deux sortes de cellules : 1° des cellules à mucus ciliées qui ne présentent pas de caractères particuliers; 2° des cellules à inclusions. Ces cellules, de hauteur variable, ont un noyau ovalaire. Le cytoplasme est clair, vacuolisé, et renferme de gros grains arrondis colorés en vert par le Masson. Je n'ai pas rencontré, au niveau de l'intestin moyen, de cellules à glycogène, mais la muqueuse est fortement parasitée par des Grégarines.

Au niveau du rectum, l'épithélium s'aplatit légèrement, il est composé, comme au niveau de l'intestin moyen, de deux sortes de cellules, des cellules à mucus ciliées et des cellules à inclusions. Ces cellules à inclusions ressemblent à celles précédemment décrites au niveau de l'intestin moyen et de l'estomac, cependant leur cytoplasme est plus clair et les grains arrondis colorés en vert par la coloration de Masson paraissent être moins abondants.

En résumé, chez *Ciona intestinalis*, l'épithélium du tube digestif est composé : au niveau de l'œsophage, de cellules à mucus ciliées; au niveau de l'estomac, de cellules à inclusions et de cellules à cytoplasme hypercoloré et, au niveau de l'intestin, de cellules à inclusions et de cellules à mucus. La seule étude histologique ne permet pas d'attribuer à telles ou telles de ces cellules un rôle sécréteur ou, au contraire, un rôle absorbant, il serait nécessaire pour cela de faire des expériences d'ingestion de graisses et d'acides aminés.

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique est très difficile à examiner sur le vivant, par suite de la présence du testicule dans tout le tissu conjonctif péri-intestinal. Il faut s'adresser à de très jeunes *Ciona intestinalis* dont la glande génitale mâle est immature, ou faire l'examen à la partie tout à fait terminale du rectum où le testicule est absent.

La glande pylorique est assez développée, beaucoup moins cependant que chez *Styela plicata*, et, différence essentielle avec ce qui se voit chez cette dernière espèce, il n'y a pas de tubules ni d'ampoules pyloriques autour de l'œsophage, ni autour de l'estomac.

La glande pylorique commence au niveau de l'intestin moyen et s'étend sur toute la longueur de l'intestin jusqu'à l'extrémité du rectum. Les ampoules et les tubules pyloriques peuvent présenter trois aspects :

1° Des tubules et des ampoules pyloriques très dilatées avec grande lumière centrale optiquement vide, le diamètre des tubules n'étant pas uniforme, car ces derniers présentent des étranglements qui peuvent donner l'illusion de cloisonnements. L'épithélium est très aplati; il paraît syncytial et on y voit des granulations réfringentes

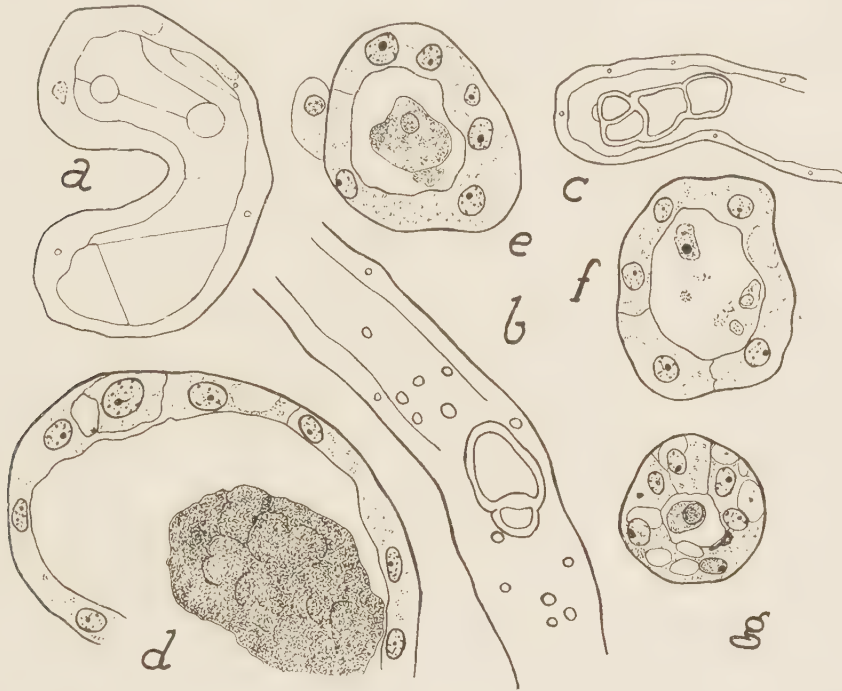


FIG. 21. — *Ciona intestinalis*. Différents aspects de la glande pylorique. — *a*, ampoule pylorique vue sur le vivant, avec tractus cytoplasmiques ($\times 1\,180$); *b*, tubule pylorique vu sur le vivant, avec grosses concrétions biréfringentes « fenêtrées » ($\times 1\,240$); *c*, *idem* ($\times 680$); *d*, coupe histologique d'une ampoule pylorique, on voit dans la lumière une volumineuse concrétion réfringente; *e*, *idem*, on voit dans la lumière des restes de cellules hémolympatiques immigrées; *f*, *idem*; *g*, *idem*, on remarque l'aspect vacuolisé du cytoplasme des cellules pyloriques. (*d* à *g* : $\times 1\,240$.)

non colorées; il n'y a pas de granulations caroténoïdes. Il y a des tractus cytoplasmiques (fig. 21 *a*) et, parfois, des boules réfringentes hyalines dans la lumière des ampoules.

2° Des tubules et des ampoules de diamètre moindre présentant des « zones obli-térées » alternant avec des zones où l'épithélium syncytial, assez élevé, irrégulier, délimite une lumière centrale contenant des amas granuleux amorphes, incolores ou légèrement teintés en jaune, et renfermant parfois des grains sphériques réfringents.

3° Des ampoules et des tubules contenant des concrétions. Ces concrétions que l'on voit à la partie terminale du rectum ont un volume variable et un aspect très polymorphe. Elles peuvent être mamelonnées, arrondies ou à contours polycycliques, elles peuvent paraître fenêtrées, en forme d'anneaux ou d'étriers (fig. 21 *b* et *c*). Elles sont

très réfringentes et biréfringentes (montrant en lumière polarisée le phénomène de la croix noire), ce qui est un signe de présomption en faveur de leur nature purique. Ces concrétions, qui, à ma connaissance, n'ont jamais été signalées chez *Ciona*, ressemblent étrangement aux concrétions que nous retrouverons dans les tubules pyloriques et dans les vésicules rénales des différentes espèces d'*Ascidia*. On peut voir dans cette ressemblance une analogie fonctionnelle.

COLORATION VITALE AU ROUGE NEUTRE. — Après coloration vitale au rouge neutre, la glande pylorique est assez bien visible. Le contenu des ampoules se colore en rose vif, ce qui est l'indice d'un pH acide. Le cytoplasme paraît vert pâle, il n'est pas coloré par le rouge neutre et il est très réfringent. Les noyaux paraissent encore plus réfringents.

« CANAL » COLLECTEUR. — Le canal collecteur est, en général, formé par deux ou trois troncs distincts qui s'anastomosent au voisinage de l'estomac. Il chemine dans une gaine conjonctive en compagnie des conduits génitaux. Il se jette dans l'estomac au niveau du dernier quart postérieur de celui-ci.

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR COUPES. — L'étude histologique permet tout d'abord de faire quelques remarques d'ordre général :

1° Elle confirme l'absence de la glande pylorique au niveau de l'œsophage et de l'estomac. 2° Elle met en évidence de grandes différences individuelles dans la répartition et l'abondance des ampoules et des tubules pyloriques. 3° Elle permet de distinguer deux régions où l'aspect de la glande pylorique est différent, la région de l'intestin moyen et celle du rectum. 4° Il semble que, chez un même individu et dans une région donnée du tube digestif, les ampoules pyloriques soient toutes au même stade; en d'autres termes, il y aurait une évolution cyclique simultanée des ampoules.

Au niveau de l'intestin moyen, l'épithélium intestinal présente les modifications de structure précédemment décrites chez *Styela plicata* : noyaux contractés, coloration intense du cytoplasme par la fuchsine acide et le magenta. Les ampoules pyloriques sont, pour la plupart, aux stades 3 et 4, avec épithélium réduit à la membrane basale. La lumière des ampoules renferme des grains colorés, mais il n'y a pas de plages de « colloïde ». Il n'y a pas de systématisation dans la répartition des tubules, comme chez *Styela plicata*, où ceux-ci sont disposés sur trois zones d'aspect différent.

Au niveau du rectum, les ampoules présentent le stade 1 (fig. 21 *e*). L'épithélium est élevé, les noyaux sont à grains de chromatine distincts, le cytoplasme, granuleux, présente de grandes vacuoles dans lesquelles on voit souvent de petits grains ronds hyalins (fig. 21 *g*). Il y a de nombreuses concrétions dans la lumière des ampoules pyloriques (fig. 21 *d*), et on voit de nombreuses images de pénétration de cellules hémolympatiques à grains réfringents (fig. 21 *f*). Les concrétions semblent résulter le plus souvent de l'accumulation des produits de désagrégation des cellules hémolympatiques immigrées, car on voit dans ces concrétions de nombreux restes de noyaux (fig. 21 *e*).

En résumé, l'aspect de la glande pylorique chez *Ciona intestinalis* est sensiblement le même que chez *Styela plicata*.

CANAL COLLECTEUR. — Le canal collecteur est tapissé par un épithélium composé de cellules cylindriques, fortement ciliées, surtout au niveau de la région voisine de l'embou-

chure dans l'estomac. Cet épithélium est le siège d'un cycle. L'existence de ce cycle n'a d'ailleurs rien de très surprenant et confirme, s'il en était besoin, que ce « canal » fait partie intégrante de la glande pylorique elle-même. La ciliation y est un caractère sans doute secondairement acquis en raison de la spécialisation de cette portion de la glande pour la collecte et l'acheminement d'une éventuelle sécrétion; ce rôle étant d'ailleurs purement virtuel chez la *Ciona* où la lumière du canal est localement oblitérée.

EXPÉRIENCES D'INANITION. — J'ai fait, chez *Ciona intestinalis*, des expériences d'inanition analogues à celles que j'ai pratiquées chez *Styela plicata*. J'ai examiné la glande pylorique chez des animaux ayant jeûné pendant 35 jours.

Au niveau de l'intestin moyen, la glande pylorique est le siège d'une activité très réduite et, compte tenu des différences individuelles déjà signalées, le nombre des ampoules paraît réduit.

Au niveau du rectum, le jeûne ne semble pas modifier sensiblement l'aspect des tubules pyloriques. On voit de nombreuses concrétions dans les lumières et des cellules hémolymphatiques immigrées. Cependant, on observe des ampoules très dilatées dont l'épithélium est le siège d'un cycle évolué aboutissant à la dégénérescence complète des noyaux, et dont la lumière contient des concrétions et des restes de noyaux plus ou moins dégénérés.

L'inanition modifie donc l'aspect de la glande pylorique et on peut dire que ces expériences confirment celles faites chez *Styela plicata*.

ASCIDIIDÆ

Ascidia aspersa (Müller).

ÉTUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique, bien que très développée, est assez difficile à observer chez les *Ascidia* adultes à cause de l'extrême abondance des vésicules rénales qui sont absentes seulement à la partie tout à fait terminale du rectum. Il est donc nécessaire, pour étudier la glande pylorique, de s'adresser à de jeunes individus où le rein vésiculaire est encore réduit.

Ainsi que je l'ai déjà signalé chez *Styela plicata* et chez *Clavelina lepadiformis*, on trouve chez *Ascidia aspersa* deux aspects différents de la glande pylorique : au niveau de la région moyenne de l'intestin, d'une part, et au niveau de la région rectale, d'autre part, tandis que la glande paraît absente autour de l'estomac et de l'œsophage.

La région du rectum montre de nombreux tubules qui sont ramifiés (fig. 22 *a*). Les cellules épithéliales qui les composent présentent des granules intra-épithéliaux réfringents et des tractus cytoplasmiques ou pseudo-cils (fig. 22 *b*). On trouve, de plus, dans la lumière des tubules, des concrétions « fenêtrées » et mamelonnées (fig. 22 *c* et *e*).

La région moyenne de l'intestin montre, non pas des tubules ramifiés, mais un revêtement dense d'ampoules apparemment non connectées (fig. 22 *f*). Cet aspect n'est, comme chez les *Styelidæ*, qu'une apparence trompeuse, une compression légère des préparations montrant que ces ampoules sont en relation avec des tubules. Mais alors que, dans la région rectale, les tubes pyloriques renferment des concrétions, dans la région de l'intestin moyen ces ampoules innombrables ne contiennent, dans leur lumière, ni granules, ni *a fortiori* concrétions; mais on y voit des tractus cytoplasmiques.

COLORATION POSTVITALE AU SULFATE DE BLEU DE NIL. — Dans les vésicules rénales, on voit des cellules vésiculaires avec leur grande vacuole colorée en mauve et renfermant des granules bleu intense animés d'un vif mouvement brownien.

En ce qui concerne la glande pylorique, le contenu des tubules et des ampoules est bleu-vert pâle. Les concrétions sont d'un bleu-vert plus soutenu, ce qui est sans doute dû à la réfringence plus grande. Le cytoplasme des cellules bordant les tubules et les



FIG. 22. — *Ascidia aspersa*. Glande pylorique vue sur le vivant. — *a*, tubule pylorique de la région du rectum terminal avec tractus cytoplasmiques; *b*, *idem*; *c*, *idem*, avec grosses concrétions biréfringentes; *d*, tubule pylorique rectal, cul-de-sac terminal avec tractus cytoplasmiques; *e*, *idem*, avec grosses concrétions biréfringentes; on remarque, sur la gauche de la figure, un long tractus reliant le tubule au tissu conjonctif avoisinant; *f*, ampoules pyloriques « contiguës » de la région de l'intestin moyen. (× 870.)

ampoules pyloriques est bien incolore (indice que la coloration vitale est valable) et les granules intra-épithéliaux sont d'un bleu franc très intense (autant que leur réfringence et leur petitesse permettent d'apprécier leur colorabilité).

COLORATION POST-VITALE AU ROUGE NEUTRE. — Le rouge neutre colore en rose le contenu des tubules et des ampoules pyloriques et les concrétions. On voit dans l'épithélium quelques rares granulations colorées en orangé, alors que dans les vésicules rénales les granulations réfringentes sont plus grosses et plus colorables.

ETUDE HISTOLOGIQUE SUR COUPES. — AZÉMA [1] a dit que chez les *Ascidiiidæ* les phénomènes observés au niveau de la glande pylorique sont très différents de ceux observés chez les *Styelidæ* et chez les *Pygidæ*. Il n'y aurait, d'après lui, pas de fonte

holocrine des cellules épithéliales et celles-ci auraient uniformément un cytoplasme dense et basophile avec quelques granulations sphériques plus sidérophiles. Cette affirmation est erronée et il y a, manifestement, au niveau de l'épithélium pylorique chez les *Ascididiæ* et, en particulier, chez *Ascidia aspersa*, un cycle cytoplasmique et nucléaire très net (fig. 23 *a* à *c*), mais ce cycle, ainsi que je vais le montrer, est localisé en certaines régions très limitées du tube digestif. L'aspect de la glande pylorique est en effet différent

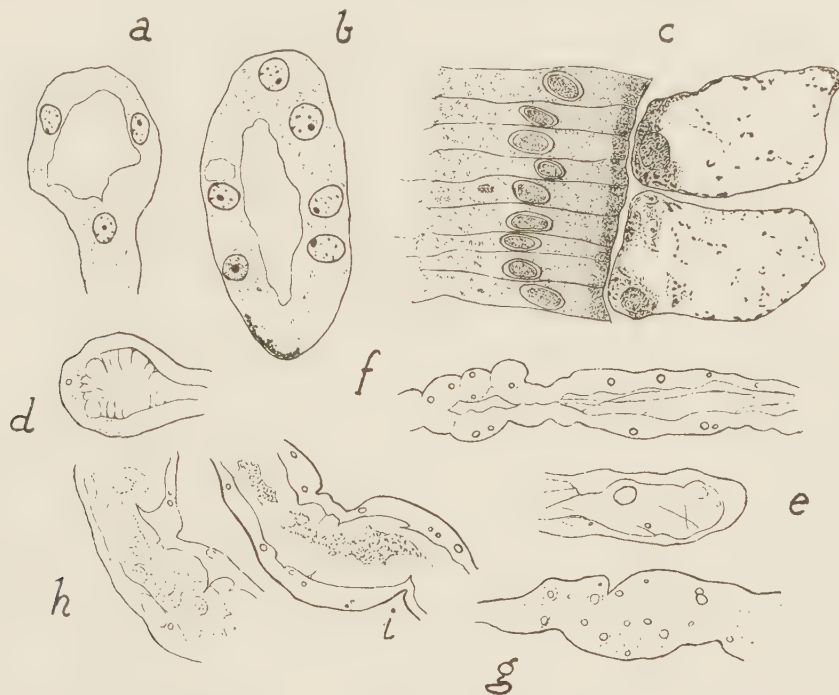


FIG. 23. — *Ascidia aspersa* (de *a* à *c*) et *Ascidia virginea* (de *d* à *i*). — *a*, tubule rectal non évolué; *b*, ampoule pylorique de la région de l'intestin moyen, au début de son évolution; *c*, *idem*, stade ultime avec épithélium intestinal modifié (*a*, *b*, *c* : sur coupes, $\times 1\,240$); *d*, tubule pylorique d'*Ascidia virginea* vu sur le vivant, cul-de-sac terminal; *e*, *idem*, avec tractus cytoplasmiques; *f*, tubule pylorique d'*Ascidia virginea* vu sur le vivant, avec tractus cytoplasmiques; *g*, *idem*, portion pleine avec grains réfringents envacuolés; *h*, *idem*, on voit, dans la lumière, des restes de cellules hémolympatiques en voie de dégénérescence; *i*, *idem*, avec résidus granuleux dans la lumière. (*d* à *i*, sur le vivant : $\times 870$.)

suivant les régions du tube digestif où on l'examine, ce que l'étude sur le vivant pouvait faire prévoir.

On peut résumer comme suit les résultats essentiels de mes recherches sur *Ascidia aspersa* :

1° Il ne semble pas y avoir de tubules pyloriques autour de l'œsophage.

2° Je ne peux affirmer que la glande pylorique soit totalement absente autour de l'estomac, car il est souvent très difficile de faire la distinction entre les ampoules pyloriques et les vésicules rénales. Cependant, il semble que les ampoules soient excessivement rares et à un stade peu évolué, et même qu'elles soient absentes chez certains individus. Par contre, les vésicules rénales sont très nombreuses, de dimensions parfois

considérables, elles contiennent de grosses concrétions. Elles peuvent être situées au contact de la muqueuse de l'estomac et on remarquera que cette dernière n'est pas modifiée par ce contact.

3° Au niveau de l'intestin moyen, dans la région de la première courbure, la glande pylorique est très développée. Son épithélium est le siège d'un cycle très complet qui est comparable à celui décrit chez la plupart des espèces d'Ascidies. Les ampoules pyloriques situées au contact de la muqueuse intestinale sont presque toutes au stade ultime de leur évolution (fig. 23 *c*) : l'épithélium est réduit à la membrane basale dans la partie distale (par rapport à l'intestin) de l'ampoule, tandis qu'au niveau de la région proximale on voit des restes de noyaux en voie de dégénérescence et noyés dans des plages adsorbant le magenta et la fuchsine acide. Dans la lumière des ampoules, il y a des amas de grains arrondis très colorés.

L'épithélium intestinal qui est en rapport avec ces ampoules évoluées est modifié, ainsi que je l'ai noté, chez de nombreuses espèces (fig. 23 *c*) : les cellules intestinales ont un noyau à chromatine dispersée en très petits grains diffus qui donnent un aspect homogène à ce noyau, lequel paraît, d'autre part, contracté au sein d'une auréole claire. Le cytoplasme basal est uniformément granuleux (coloré par l'hématoxyline) et, au fur et à mesure que l'on s'approche de la base de la cellule, il adsorbe de plus en plus intensément le magenta et la fuchsine acide. Le cytoplasme de l'apex de la cellule ne présente pas de modifications notables.

D'autre part, au niveau de cette région de l'intestin et autour des ampoules très évoluées, on remarque une accumulation très abondante de cellules hémolymphatiques. Ces cellules ont toutes pour caractère commun d'avoir leur cytoplasme très coloré par le magenta et la fuchsine acide. Une catégorie de cellules libres est particulièrement remarquable : ce sont des éléments d'assez grandes dimensions, avec un très gros noyau occupant presque tout le territoire cellulaire, alors que le cytoplasme ne forme qu'une petite bordure circulaire très colorée, réfringente et d'épaisseur irrégulière. Ces cellules ressemblent aux cellules de l'épithélium pylorique à un certain stade de son évolution, celui précédant la dégénérescence de cet épithélium.

Ces cellules sont évidemment identiques aux cellules parapyloriques que j'ai signalées chez un certain nombre d'autres espèces. Elles sont ici particulièrement nettes, ce qui nous permet de repenser la question de leur origine. Trois suppositions sont possibles : *a*) elles seraient issues d'éléments hémolymphatiques, donc d'origine mésenchymateuse; *b*) elles seraient émigrées de l'épithélium intestinal; *c*) elles proviendraient de la glande pylorique elle-même. La première hypothèse (signification hémolymphatique) est à éliminer; en effet, on ne rencontre pratiquement ces cellules qu'au voisinage immédiat des ampoules pyloriques, à un stade déterminé, et on n'en rencontre pas dans les grands sinus hémolymphatiques de la région viscérale, non plus que dans les sinus branchiaux. La deuxième hypothèse (émigration de cellules de l'épithélium intestinal lui-même) est peu vraisemblable également, car elle ne s'appuie sur aucune observation cytologique. Reste donc la troisième interprétation à laquelle je m'arrêterai. Je pense que les cellules parapyloriques sont issues de l'épithélium de la glande pylorique elle-même au moment où celle-ci parvient au stade 2-3. Les noyaux des cellules de la glande pylorique viennent alors de se contracter légèrement et apparaissent ainsi entourés d'une auréole claire; leur chromatine est devenue pratiquement imperceptible et leur nucléole est relativement peu

volumineux. Il paraît certain que c'est à ce moment que les noyaux de ces cellules quittent l'épithélium de la glande pylorique, emmenant avec eux une mince écorce cytoplasmique sans laquelle leur survie serait impossible ; cette infime pellicule cytoplasmique, très fortement colorable, a d'ailleurs les mêmes caractères que les débris cytoplasmiques qui sont restés au sein du tubule appliqués contre la basale de celui-ci ou qui sont épars dans sa lumière. Si, d'autre part, on examine les éléments libres situés au voisinage de la glande pylorique dans la région du rectum où la glande, comme nous le verrons, n'évolue pas jusqu'au stade où les noyaux se contractent et où le cytoplasme devient réfringent magentophile et fuchsinophile, on constate une absence totale de cellules parapyloriques, ce qui fournit tout de même un argument supplémentaire en faveur d'une origine de ces cellules parapyloriques à partir de l'épithélium pylorique arrivé au stade terminal de son évolution.

Une question importante se pose alors, celle de la destinée de ces éléments. Ceux-ci s'écartent quelque peu des tubes pyloriques qui leur ont donné naissance et peuvent même, par leur accumulation, colmater certains petits espaces hémolymphatiques. Ils paraissent subir d'ailleurs, à partir du moment où ils sont dans l'hémolymphe et d'une façon assez rapide, un gonflement général accroissant d'une manière à peu près équivalente leurs diverses parties, quoique le nucléole soit parfois proportionnellement un peu plus volumineux. Ce gonflement est sans doute en rapport avec un changement de pression osmotique du milieu dans lequel ces éléments se trouvent plongés ; la concentration moléculaire de l'hémolymphe, dont la composition est très voisine de celle de l'eau de mer, étant sans doute bien inférieure à celle du liquide contenu dans la glande pylorique.

Quant à la destinée ultérieure des cellules parapyloriques, je ne puis donner d'indications absolument certaines. Un faible pourcentage d'entre elles paraît dégénérer avec achromasie totale du cytoplasme, du nucléole et du noyau. Un pourcentage un peu plus important paraît susceptible de donner directement des éléments à grains réfringents ; on voit la marge cytoplasmique pourtant presque inexistante se vacuoliser et prendre un aspect spumeux ; dans certaines de ces vacuoles peuvent apparaître des grains réfringents. Il est possible enfin, mais non certain, que ces cellules parapyloriques soient pour la plupart destinées à évoluer en cellules hémohistioblastiques.

Dans l'étude que j'ai faite du *Cystodites delle chiajei* (cf. p. 232), j'ai figuré côte à côte des hémohistioblastes et des cellules parapyloriques ; je n'ai pas repris ces figures d'après mes préparations d'*Ascidia aspersa*, elles eussent été identiques. Certes, on ne peut confondre une cellule parapylorique dont j'ai donné précédemment la description et un hémohistioblaste. Pour des dimensions nucléaires analogues, ce dernier a un nucléole beaucoup plus important, une chromatine qui, sans être très abondante, est aisément décelable, et le cytoplasme qui n'est, certes, pas très abondant est cependant beaucoup plus épais que dans les cellules parapyloriques ; ce cytoplasme est, d'autre part, nettement basophile et n'a pas la réfringence et les capacités d'adsorption du magenta ou de la fuchsine acide que possède celui des cellules parapyloriques. Il semble qu'il existe des intermédiaires entre ces deux catégories d'éléments, mais je dois reconnaître que ceux-ci ne sont pas nets.

Un fait précis, que l'on peut signaler en faveur de cette filiation possible d'hémohistioblastes à partir de cellules parapyloriques, est que, si l'on se dirige de la muqueuse intestinale vers la périphérie, on rencontre d'abord une zone dans laquelle les cellules parapy-

loriques sont très abondantes et les hémohistioblastes pratiquement absents; ensuite, une zone dans laquelle on ne rencontre plus de cellules parapyloriques, mais où les hémohistioblastes sont anormalement nombreux et, enfin, dans les régions les plus périphériques, les hémohistioblastes quoique encore nombreux se trouvent mêlés à un pourcentage non négligeable d'autres éléments figurés de l'hémolymph.

En proposant cette filiation de cellules hémohistioblastiques à partir de cellules parapyloriques, je ne veux point dire d'ailleurs que tout le stock hémohistioblastique ait pareille origine. Il est probable qu'une part seulement des hémohistioblastes dérive des cellules parapyloriques, l'autre étant d'origine mésenchymateuse (voir PÉRÈS [61]). Peut-être, d'ailleurs, les hémohistioblastes issus de cellules parapyloriques sont-ils appelés à une destinée particulière, et aptes seulement à former telle ou telle catégorie d'éléments libres différenciés, sans qu'aucun caractère cytologique du reste permette de les distinguer des autres hémohistioblastes.

Cependant, si on compare le pourcentage d'hémohistioblastes par rapport à l'ensemble des éléments libres, d'une part, dans les lacunes du tissu conjonctif qui entoure le tube digestif et, d'autre part, dans les sinus de la branchie, on constate qu'au sein de ces derniers les hémohistioblastes sont beaucoup moins nombreux. Il semble donc que, chez les *Ascidia* adultes (et il en est peut-être de même chez un certain nombre d'autres *Ascidies* simples), la glande pylorique ait un rôle hémoblastogène non négligeable.

Il y a aussi, dans cette région de l'intestin moyen, des ampoules à des stades moins évolués; elles sont en général situées assez loin de la muqueuse intestinale, mais elles peuvent aussi se trouver à son contact, et on constate alors que l'épithélium de cette dernière n'est pas modifié.

Au niveau du rectum, les ampoules sont encore très nombreuses. Elles sont presque toutes au premier stade du cycle (fig. 23 a) : cellules avec noyau à grains de chromatine distincts, cytoplasme clair avec grandes vacuoles optiquement vides. Quelques très rares ampoules présentent en certains endroits très limités une évolution cyclique; l'épithélium y est très aplati et le cytoplasme adsorbe la fuchsine acide, mais ceci, je le répète, n'intéresse qu'une portion extrêmement limitée (une ou deux cellules) de l'épithélium d'une ampoule. On ne voit pas dans la lumière des ampoules pyloriques de grains de « colloïde » ni de concrétions, ni de cellules hémolymphatiques immigrées. Il y a autour des ampoules de nombreuses cellules hémolymphatiques, mais aucune d'entre elles n'a d'affinités tinctoriales particulières. D'autre part, l'épithélium intestinal, composé de cellules cubiques à grandes vacuoles, n'est pas modifié dans le voisinage de la glande pylorique. Les ampoules et les tubules se rencontrent jusqu'à la partie tout à fait terminale du rectum.

Ascidia mentula (Müller).

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — L'aspect est identique à celui observé chez *Ascidia aspersa*. On retrouve les deux aspects distincts de la région rectale et de la région de l'intestin moyen. On retrouve aussi les tractus cytoplasmiques, les granules intra-épithéliaux réfringents, les concrétions mamelonnées et « fenêtrées ».

La différenciation entre les tubules pyloriques et les vésicules rénales « en chaînette », décrites par AZÉMA chez *Ascidia mentula*, est particulièrement délicate. L'aspect morphologique des tubules pyloriques d'*Ascidia mentula* que j'ai observés se rapproche beaucoup

des vésicules « en chaînette » figurées par AZÉMA (1, p. 128, fig 113), d'après la même espèce. De plus, le rouge neutre postvital sur lame colore en rose les concrétions et le contenu de ces tubules, alors que j'ai constaté, comme AZÉMA, que s'il colore la vacuole des cellules vésiculaires, il ne colore jamais le contenu vésiculaire lui-même.

ETUDE SUR COUPES. — Comme chez *Ascidia aspersa*, la glande pylorique est le siège d'un cycle complet au niveau d'une région privilégiée de l'intestin moyen, à savoir la première courbure, et ce cycle aboutit à la dégénérescence totale de l'épithélium des ampoules. Les cellules de l'épithélium intestinal de cette zone privilégiée présentent, dans le voisinage des ampoules évoluées, des noyaux contractés.

Au niveau du rectum, l'aspect est le même que chez *Ascidia aspersa*. Autour de l'œsophage et de l'estomac, il n'y a pas d'ampoules ni de tubules pyloriques.

***Ascidia virginea* (Müller).**

ETUDE SUR LE VIVANT. — L'aspect de la glande pylorique est, dans l'ensemble, analogue à celui observé chez *Ascidia aspersa* et *Ascidia mentula*. On peut cependant faire quelques remarques :

1° Il y a des culs-de-sac à l'extrémité des tubules avec pseudo-cils raides et élargis à la base, et avec épithélium aplati (fig. 23 d).

2° On voit des aspects à épithélium aplati également, mais avec tractus cytoplasmiques et granules réfringents et inégaux dans la lumière. Les tractus paraissent susceptibles de mouvements, mais restent rigides (fig. 23 f).

3° On voit les mêmes aspects que ci-dessus pour les tractus, mais avec des granules réfringents seulement dans l'épithélium des tubules.

4° Il y a des tubules avec de très longues portions complètement pleines et de très nombreux granules réfringents envacuolés (fig. 23 g). Le cytoplasme est très finement granuleux, avec de place en place une grande zone circulaire plus claire.

5° Des ampoules ont un épithélium bien délimité, mais leur lumière est encombrée de cellules à noyaux très visibles et, sans doute, dégénérescents (fig. 23 h).

6° Enfin, on voit des aspects paraissant succéder à l'aspect précédent : il y a des tractus et des granules dans l'épithélium, et on trouve les résidus granuleux des cellules précédentes dans la lumière (fig. 23 i).

Vésicules rénales et ampoules pyloriques des Ascidiidæ.

Si la distinction entre les vésicules rénales et les ampoules pyloriques évoluées est aisée, il est quelquefois très difficile de distinguer une petite vésicule rénale (fig. 24 a) d'une ampoule pylorique au premier stade de son évolution. Quelques caractères, cependant, permettent, à mon sens, de faire la distinction :

Dans les régions où les vésicules et les ampoules coexistent, les premières sont situées plus loin du tube digestif que les secondes qui sont au contact de celui-ci.

Les vésicules rénales sont composées de cellules polyédriques (fig. 24 c) dont le noyau et surtout le nucléole sont plus gros que ceux des cellules pyloriques, et dont le cytoplasme est plus clair et plus vacuolisé. AZÉMA [1] a décrit dans les cellules vésiculaires

un long fouet central que je n'ai pas retrouvé sur les coupes, mais dont je ne nierai pas cependant l'existence.

Enfin, les concrétions pyloriques sont mamelonnées, « fenêtrées » et réfringentes, tandis que les concrétions vésiculaires sont plus compactes, plus volumineuses et plus foncées (fig. 24 *d*).

Existence d'un cycle dans les vésicules rénales.

Chez *Ascidia aspersa*, il apparaît que :

1° Dans des vésicules rénales certaines (puisque ayant des restes de grandes concrétions) il y a, comme dans la glande pylorique, une évolution nucléaire, à partir du noyau normal en passant par le noyau à chromatine diffuse, le noyau contracté, pour



FIG. 24. *Ascidia aspersa*. Vésicules rénales. — *a*, jeune vésicule rénale de la région de l'intestin moyen, vue sur le vivant ($\times 870$); *b*, coupe de l'épithélium d'une vésicule rénale; *c*, cellules vésiculaires vues de face; *d*, épithélium vésiculaire avec grosse concrétion rénale; on remarque, dans l'épithélium, un noyau contracté. (*b* à *d*, sur coupes, $\times 1\,240$.)

aboutir au noyau pycnotique (fig. 24 *d*). Il semble, cependant, que la dégénérescence totale du noyau soit très rare. Le cytoplasme subit lui aussi une évolution caractérisée par l'adsorption du magenta et de la fuchsine acide.

2° Cette évolution nucléaire certaine est cependant rare. Elle se voit surtout dans la région de l'intestin moyen où, justement, les ampoules pyloriques connaissent leur maximum d'évolution. On remarquera que c'est la partie de la vésicule qui est tournée vers l'intestin, qui est généralement le siège du cycle lorsque ce cycle n'intéresse pas toute la vésicule.

3° Donc, il est logique d'envisager le rein vésiculaire des *Ascididiæ* comme étant l'homologue, non de la glande pylorique des autres *Ascidies*, mais d'une portion déterminée de cette glande. Cette portion ne peut être la portion de l'intestin moyen qui est

présente avec des caractères de grande activité chez *Ascidia*. Mais (et le lieu premier d'apparition des vésicules rénales chez *Ascidia*, d'après AZÉMA, tendrait à le prouver) il est possible que le rein vésiculaire soit l'homologue de la portion stomacale de la glande pylorique, portion qui est précisément absente chez *Ascidia*.

PEROPHORIDÆ

Perophoropsis herdmani (Lahille).

ETUDE DE LA GLANDE SUR LE VIVANT. — Grâce à l'obligeance de M. le P^r PETIT, j'ai pu étudier des échantillons de *Perophoropsis herdmani* recueillis par dragage au large de Banyuls.

La glande pylorique est assez développée et très facilement visible. Elle est très localisée vers la fin de l'intestin moyen et le début du rectum, dans la région qui fait face à l'estomac. Elle est formée de nombreux tubules anastomosés en réseau avec dilata-tions terminales en forme d'ampoules. L'épithélium, dont les limites cellulaires ne sont pas visibles, contient quelques rares granulations réfringentes et des petites granulations colorées par des pigments vraisemblablement de nature caroténoïde. On remarque de nombreuses irrégularités dans l'épaisseur de cet épithélium. Certaines cellules situées plus ou moins en regard les unes des autres poussent des prolongements à la rencontre les uns des autres, formant de véritables ponts cytoplasmiques d'où partent de petits tractus (fig. 25 *b*). Ceci est surtout visible dans les régions terminales des tubules (fig. 25 *a*). La lumière des ampoules est optiquement vide, on n'y voit pas de concrétions, mais seulement les tractus cytoplasmiques dont il vient d'être question.

Le canal collecteur, assez particulier, est formé par la réunion de deux troncs : un rameau venant du rectum le long duquel il chemine parallèlement à son axe, et un rameau venant de l'intestin moyen. Il y a au point de jonction de ces deux branches une grosse lacune collectrice. Le canal collecteur se jette au niveau du postestomac.

ETUDE SUR COUPES. — L'étude sur coupes montre l'absence de la glande pylorique autour de l'estomac, du postestomac et du rectum terminal. Les ampoules et les tubules sont le siège d'un cycle assez net. Le premier stade (fig. 25 *c*) est caractérisé par un épithélium composé de cellules à noyau avec grains de chromatine distincts et cytoplasme réticulé présentant de petites vacuoles. Un deuxième stade montre des cellules dont les noyaux ont une coloration homogène due à la diffusion de la chromatine. Le cytoplasme paraît devenir plus basophile et il y apparaît de petites granulations adsorbant la fuchsine et le magenta, granulations soit éparses dans la masse du cytoplasme, soit disposées en bordure apicale. Enfin, le cytoplasme s'éclaircit et le noyau semble dégénérer; l'épithélium pylorique paraît uniquement constitué par la membrane basale et par quelques granulations très colorées en rouge vif par le magenta (fig. 25 *e*). A aucun stade, on ne voit, dans la lumière des ampoules et des tubules, de concrétions ou de plages de « sécrétion colloïde ».

L'épithélium intestinal situé au voisinage de la glande pylorique est composé de hautes cellules cylindriques dont le cytoplasme contient des grains arrondis colorés en vert par la coloration de Masson. Ces cellules présentent, au voisinage des ampoules

évoluées, les modifications de structure précédemment signalées : cytoplasme basal adsorbant les colorants basiques et noyaux contractés au sein d'une auréole claire (fig. 25 f). Dans cette région, on observe des cellules libres, qui présentent les mêmes caractères que ceux que j'ai signalés à propos de *Styela plicata* et de nombreuses autres espèces, et posent les mêmes problèmes (cellules parapyloriques).

Le canal collecteur est composé de cellules cubiques à noyau arrondi. Il paraît cilié, surtout dans la région de son embouchure dans le postestomac.



FIG. 25.

Perophoropsis herdmani (de a à f) et *Perophora listeri* (g). — a et b, glande pylorique de *Perophoropsis herdmani* vue sur le vivant; on remarque les ponts cytoplasmiques cloisonnant les tubules ($\times 1130$); c, coupes d'ampoules pyloriques de *Perophoropsis herdmani*, au 1^{er} stade; d et e, *idem*, stade ultime; f, coupe montrant l'épithélium intestinal modifié au contact d'une ampoule; g, coupes d'ampoules et de tubules pyloriques de *Perophora listeri*. (c à g : $\times 1240$.)

Perophora listeri (Wiegmann).

Malgré plusieurs séjours à Dinard, je n'ai pu me procurer d'échantillons vivants de *Perophora listeri*.

CHANDELON [10] a fait une étude détaillée de la glande pylorique de *Perophora listeri*. Il décrit des tubes composés de cellules cylindriques ciliées et des ampoules dont l'épithélium est formé de cellules plates à noyau ovalaire. Si je compare ses résultats avec ce que j'ai remarqué chez *Perophoropsis herdmani*, ses observations me paraissent très justes, encore que je n'aie pu vérifier par sa technique à l'acide osmique la réalité du mouvement ciliaire dans les tubes. Cependant, je pense que seul le canal collecteur et peut-être les grands troncs qui y aboutissent sont pourvus d'une ciliation vraie, et que les ampoules terminales ne présentent que des tractus cytoplasmiques.

Je signalerai, en passant, d'ailleurs, qu'il est permis de se demander si CHANDELON a

effectivement travaillé sur l'espèce *Perophora listeri*. En effet, il dit avoir récolté son matériel dans la baie de Villefranche; or, M. G. TRÉGOUBOFF, consulté par moi sur ce point, m'a affirmé n'avoir jamais récolté dans cette localité de *Perophora listeri*, mais seulement, et de façon très exceptionnelle, des individus de *Perophoropsis herdmani*.

L'examen sur coupes permet de faire des constatations en tout point semblables à ce que j'ai observé chez *Perophoropsis herdmani* : mêmes modifications de la structure de l'épithélium intestinal en regard de la glande pylorique, même cycle de l'épithélium des ampoules (fig. 25 g). Peut-être peut-on remarquer que, dans les ampoules au stade ultime, les granulations colorées en rose vif par le magenta et semblables à de petits nucléoles sont plus nombreuses, mais il s'agit là d'un infime détail.

MOLGULIDÆ

Molgula manhattensis (de Kay).

ÉTUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — L'étude *in vivo* de la glande pylorique de *Molgula manhattensis* est considérablement gênée par les boudins excrémentiels sableux contenus dans l'intestin; l'examen est plus facile sur des animaux ayant séjourné pendant 24 ou 48 heures dans un cristalliseur d'eau de mer pure. On aborde le tube digestif à travers la branchie que l'on dilacère avec une pince et on met entre lame et lamelle tout le tube digestif.

La glande pylorique semble surtout développée au niveau de l'intestin moyen, mais elle s'étend tout le long du tube digestif, depuis l'estomac jusqu'au niveau du rectum terminal. Elle forme un réseau, non seulement ramifié, mais anastomosé, et elle est composée de tubules et d'ampoules (fig. 26 a et 27 a).

On voit, principalement dans le fond des culs-de-sac, des cellules qui contiennent très fréquemment une petite concrétion jaune envacuolée (fig. 26 d); ces concrétions jaunes ne paraissent pas exister dans les autres parties des tubules. Ces cellules semblent porter à leur apex un pinceau de cils (ou de pseudo-cils) courts, groupés en un faisceau conique (fig. 26 d, e, f). Elles sont plus grandes que les autres cellules, leur cytoplasme est vacuolisé et renferme une, quelquefois plusieurs granulations réfringentes le plus souvent pigmentées en jaune orangé. Ces cellules rappellent étrangement les cellules du cul-de-sac des protonéphridies des Annélides; quoiqu'il ne soit pas question évidemment d'envisager une quelconque homologie.

Le contenu des tubules et des ampoules a une couleur jaune verdâtre, pâle, mais nette; on y voit des tractus cytoplasmiques.

On trouve de place en place des portions de tubules où la lumière paraît oblitérée, soit par des cellules cohérentes (fig. 27 b), soit, de part et d'autre de la portion cohérente, par des cellules ayant tendance à s'individualiser. Sans éliminer absolument la possibilité de l'existence d'une lumière très étroite, il semble qu'on peut conclure à l'existence de segments véritablement pleins. Il arrive aussi, d'ailleurs, que des culs-de-sac terminaux soient pleins (fig. 26 h). Je signalerai, enfin, que j'ai vu une concrétion jaune dans la lumière d'un tubule, au sein d'ailleurs d'une région pleine.

COLORATION POST-VITALE AU ROUGE NEUTRE. — Le contenu de la glande pylorique se colore en rose vif, ce qui est l'indice d'un pH acide. Dans l'épithélium des ampoules, il y a d'assez nombreux grains réfringents qui se colorent en orangé foncé, mais il y a des régions de l'épithélium où ces grains sont indemnes de coloration.

Les grandes cellules vacuolaires du fond des culs-de-sac sont colorées en orangé assez pâle, donc de pH alcalin (au sulfate de bleu de Nil, ces mêmes cellules sont colorées en mauve). Les tractus et les « cils » sont masqués.

L'intensité de la coloration du contenu des tubules est variable et la coloration au rouge neutre est interrompue au niveau des portions pleines; cependant, dans certains cas, il paraît y avoir un mince filet de rouge neutre qui fait communiquer les deux extrémités de l'oblitération.



FIG. 26.

Molgula manhattensis. Glande pylorique vue sur le vivant. — *a*, ampoule pylorique avec tractus cytoplasmiques; *b*, cul-de-sac terminal d'un tubule pylorique; *c*, *idem*; *d*, *idem*, on remarque, dans l'épithélium, des grains réfringents envacuolés et, dans la lumière, les pinceaux de « pseudo-cils »; *e* et *f*, *idem*; *g*, cellules du fond d'un cul-de-sac, vues de face; *h*, cul-de-sac terminal plein d'un tubule pylorique. (× 870.)

COLORATION POST-VITALE AU BLEU DE NIL. — Avec le sulfate de bleu de Nil, il y a des aspects assez différents de ceux réalisés par le rouge neutre. Dans les tubules étroits, il y a une marge de granules, petits, colorés en bleu franc intense, qui borde l'apex des cellules de l'épithélium. Dans les tubules un peu plus larges, cette bordure de granules existe toujours, mais la lumière du tubule est visible entre les deux marges. Dans des tubules encore plus larges, les petits granules bleu foncé sont remplacés par des sphérules plus grosses, beaucoup moins nombreuses et colorables en bleu vert. Enfin, dans les ampoules, il y a une coloration homogène vert pâle et pas de granules.

La coloration postvitale confirme que les zones oblitérées sont bien des zones pleines; la coloration verte n'y apparaît pas. Cependant, en certains endroits, il paraît y avoir une communication filiforme entre les deux extrémités des « bouchons ».

Aux extrémités des zones oblitérées, là où paraît se produire une dislocation du « bouchon », les cellules contenues dans la lumière montrent fréquemment à leur contact une coloration bleu vert beaucoup plus intense. Si cette dernière coloration n'est pas post-léthale, elle pourrait laisser supposer que ce sont les cellules des « bouchons » dont la lyse représente la forme d'excrétion.

Hypothèse sur l'origine des cellules constituant les « bouchons ».

D'après certains aspects observés, il semblerait que ces cellules proviennent d'une fragmentation, d'une sorte de bourgeonnement, des cellules de l'épithélium des tubules. Mais ce n'est pas certain, et divers aspects d'accumulation d'éléments hémolymphatiques au voisinage des tubules font penser qu'il ne faut pas écarter l'idée d'une pénétration active de ceux-ci dans la glande pylorique (cf. chapitre concernant *Styela plicata*).

BREF RAPPEL ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE DE LA STRUCTURE DU TUBE DIGESTIF.

La forme du tube digestif est assez différente suivant les espèces de *Molgula*. Chez *Molgula manhattensis*, l'anse intestinale a, dans son ensemble, la forme d'un U allongé et recourbé sur un de ses côtés et dont les branches sont accolées.

L'œsophage est court, mince et translucide. Il est tapissé par un épithélium composé de cellules à mucus ciliées.

L'estomac est petit, globuleux et pigmenté. La muqueuse, plissée, est tapissée par un épithélium cylindrique composé de trois types de cellules : 1° de cellules muqueuses peu élevées, ciliées, relativement pauvres en mucus et disposées par petites plages; 2° de cellules cylindriques plus hautes contenant des inclusions très fortement colorées, souvent en forme de filaments, et dont le noyau arrondi contient un très gros nucléole; 3° de cellules de mêmes dimensions que les précédentes, mais dont le noyau, plus ovale et plus basal, possède un petit nucléole, le cytoplasme contenant des inclusions en forme de grains arrondis colorés en vert par la coloration de Masson.

L'intestin a une structure différente suivant les régions. La première portion, jusqu'au-delà de la première courbure, a la même structure que l'estomac, avec prédominance des cellules à inclusions très colorées et cellules à mucus disposées par zones longitudinales. Entre la première et la deuxième courbure (région où la glande pylorique a son développement maximum), il y a prédominance des cellules à inclusions arrondies.

Au niveau du rectum terminal, l'épithélium est extrêmement aplati, les cellules ont tendance à devenir cubiques. Elles sont de deux types : 1° des cellules à mucus; 2° des cellules à grande vacuole contenant des grains sphériques plus ou moins gros, colorés en vert par le Masson. En général, il y a alternance assez régulière de chacune de ces catégories de cellules.

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR COUPES. — La répartition et l'aspect des ampoules et des tubules pyloriques sont variables suivant les régions du tube digestif.

a) Au niveau de l'estomac, les ampoules pyloriques sont relativement peu nombreuses. Elles sont le siège d'un cycle dont le premier stade est caractérisé par un épithélium composé de cellules polygonales assez hautes, à noyau dont la chromatine rare se présente sous la forme de très petits grains. Le cytoplasme, au début réticulé, est très clairsemé; certaines cellules paraissent optiquement vides et semblent présenter une grosse vacuole vide. On voit très souvent dans le cytoplasme, à ce stade, un gros grain sphérique, réfringent, coloré en vert par la coloration de Masson (fig. 27 d). Dans un

deuxième stade, l'aspect des noyaux se modifie; la chromatine se répartit d'abord en de nombreux petits grains, puis ensuite de façon diffuse dans tout le territoire nucléaire. A un certain stade, le noyau paraît entouré par une auréole claire. Le cytoplasme est très finement granuleux au niveau de l'apex des cellules, tandis que la partie basale de celles-ci est optiquement vide. Enfin, dans un dernier stade, l'épithélium s'aplatit, le cytoplasme adsorbe intensément la fuchsine acide et le magenta, plus spécialement au niveau de la partie apicale des cellules, et le noyau semble se désagréger. Mais l'évolution n'aboutit pas à la dégénérescence totale de l'épithélium, et on ne voit dans la lumière des ampoules pyloriques que quelques rares petits grains colorés, et non pas des plages de « colloïde », comme cela s'observe dans d'autres régions de la glande. On



FIG. 27.

Molgula manhattensis. — a, tubule pylorique et cul-de-sac avec « pseudo-flagelles » vus sur le vivant; b, tubule pylorique avec zone oblitérée vu sur le vivant; c, *idem* (a à c : $\times 870$); d, ampoules pyloriques de la région de l'estomac, vues sur coupes; e, ampoules pyloriques de la région de l'intestin moyen en voie de dégénérescence; f, *idem*, avec « sécrétion colloïde » dans la lumière; g, ampoule avec sécrétion en « couronne » d'aspect radié. (d à g, sur coupes : $\times 1240$.)

peut donc dire qu'au niveau de l'estomac la glande pylorique présente un cycle inachevé (fig. 27 d).

b) Au niveau de la première portion de l'intestin, les ampoules pyloriques sont rares, elles présentent un cycle analogue à celui observé autour de l'estomac; cependant, il y a une différence importante. Dans certaines ampoules, on voit, en bordure de l'épithélium, une couche de « sécrétion colloïde » colorée en gris violet par le Masson. Le cycle est encore inachevé, mais on voit autour des ampoules une grande accumulation de cellules à grains réfringents très fortement colorées par la fuchsine acide.

c) Dans la région comprise entre la première et la deuxième courbure, région de départ du canal collecteur, la glande pylorique a un développement plus grand et elle est le siège d'une intense activité. La plupart des ampoules sont à un stade très évolué (fig. 27 e), et le cycle aboutit au stade ultime de dégénérescence avec désagrégation de l'épithélium : le cytoplasme se charge de plages adsorbant la fuchsine acide et le magenta, les noyaux présentent l'évolution habituelle (diffusion de la chromatine, dans certains cas isolément au sein d'une auréole claire, puis disparition) et les plages « fuchsino-

philes » du cytoplasme se disloquent et s'éparpillent dans la lumière des ampoules. Certaines ampoules, généralement situées au voisinage de l'épithélium intestinal, présentent la « sécrétion colloïde » gris violet précédemment signalée. Cette sécrétion homogène forme, le plus souvent, un liséré continu, en couronne, qui coiffe l'apex des cellules; elle a quelquefois un aspect strié et radié (fig. 27 *g*). Dans certaines ampoules, cette sécrétion occupe toute la lumière d'une manière homogène (fig. 27 *f*), l'épithélium plus ou moins dégénéré contenant des plages colorées par la fuchsine. Cette « colloïde » se voit surtout dans les ampoules au stade ultime de leur évolution; cependant, on peut l'observer dans des ampoules au stade 2, l'épithélium pylorique encore élevé présentant un cytoplasme très clair qui renferme quelques rares grains « fuchsinophiles ».

On voit de nombreuses cellules hémolympatiques libres autour des ampoules pyloriques, surtout des cellules à grains réfringents adsorbant intensément le magenta et la fuchsine acide, mais je n'ai pas observé d'images de pénétration de ces cellules dans les ampoules.

L'épithélium intestinal, voisin des ampoules évoluées, présente par endroits les modifications de structure décrites chez *Styela plicata* : cytoplasme basal adsorbant les colorants précités, modification des noyaux, mais ces phénomènes sont beaucoup moins nets et moins constants.

d) A partir de la deuxième courbure et à mesure que l'on va vers le rectum terminal, les ampoules pyloriques deviennent de plus en plus rares. Elles présentent un aspect analogue à celui observé au niveau de l'estomac, c'est-à-dire qu'il y a prédominance des premiers stades et que l'évolution du cycle ne va pas jusqu'à la dégénérescence totale de l'épithélium. Je n'ai pas observé d'ampoules contenant de « colloïde » gris violet.

Molgula oculata (Forbes).

L'aspect de la glande pylorique est très peu différent de celui observé chez *Molgula manhattensis*. La seule particularité notable consiste dans la présence, dans les ampoules, du premier stade d'une grosse inclusion sphérique réfringente, située près du noyau. On voit quelquefois deux inclusions semblables disposées symétriquement de part et d'autre du noyau.

CANAL COLLECTEUR. — Des coupes heureuses m'ont permis d'étudier la partie terminale du canal collecteur, L'embouchure de ce dernier dans l'estomac est multiple. La région de l'épithélium stomacal où se fait le débouché est fortement modifiée. Cet épithélium s'y abaisse progressivement, il perd ses caractères sécréteurs et devient cilié. L'épithélium du canal collecteur est formé de cellules très serrées les unes contre les autres, à petit noyau et à nucléole peu ou pas visible. La ciliation des cellules est très abondante et très visible.

Ctenicella appendiculata (Heller) Lacaze-Duthiers.

ÉTUDE SUR LE VIVANT. — Les tubules pyloriques ont en général un très gros diamètre, et la hauteur de l'épithélium paraît assez constante, quel que soit le diamètre des tubules. L'épithélium est formé de cellules polygonales moyennement hautes dont le cytoplasme, d'aspect plutôt granuleux, renferme quelques granulations très réfringentes assez grosses.

On voit des tubules pleins sans lumière, des tubules avec lumière centrale et des tubules intermédiaires avec zones pleines alternant avec des zones optiquement vides. Ces derniers tubules (fig. 28 c) sont les homologues des tubes avec zones oblitérées décrits chez *Molgula manhattensis*. La glande pylorique a donc le même aspect « en mosaïque ».

Dans les tubules à lumière centrale, on voit des tractus cytoplasmiques tendus en travers de la lumière (fig. 28 b). On observe quelquefois dans le fond des culs-de-sac des tubules (fig. 28 a), d'autres fois, à la limite des zones oblitérées et des zones à lumière centrale, des filaments animés d'intenses battements. Il s'agit sans doute de « pseudo-flagelles », car je n'ai jamais pu y rencontrer de granules basaux.

Il y a, dans les tubules, de grosses concrétions réfringentes (fig. 28 d). Ces concrétions sont souvent colorées en jaune, moins souvent elles sont incolores et hyalines.

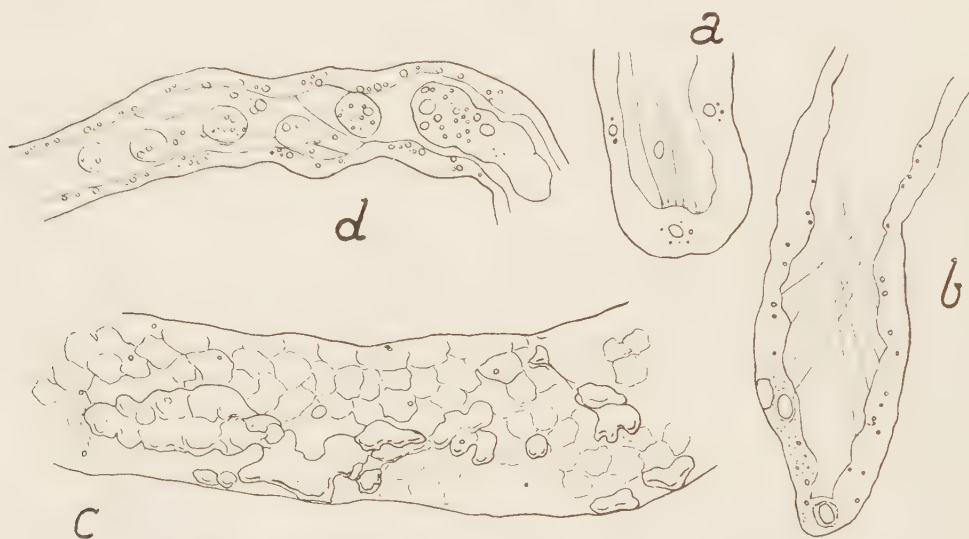


FIG. 28. — *Ctenicella appendiculata*. Glande pylorique vue sur le vivant. — a, cul-de-sac d'un tubule avec « pseudo-flagelles »; b, idem; c, tubule pylorique avec lumière oblitérée; d, tubule pylorique avec grosses concrétions réfringentes hyalines. (× 700.)

ETUDE SUR COUPES. — La glande pylorique est relativement peu développée. Il y a très peu d'ampoules autour de l'estomac et la glande paraît surtout localisée autour de l'intestin moyen. Elle est, à ce niveau, le siège d'une activité très intense.

Il n'y a pas de différenciation permanente des ampoules entre celles qui sont contiguës à la muqueuse intestinale et celles qui en sont plus éloignées. On trouve au contact de cette muqueuse tantôt des tubules évolués et très dégénérés, tantôt des tubules au premier stade de leur évolution. Il semblerait donc qu'il y a un cycle se développant sur place, et il y aurait là une très grande différence avec ce qui se passe chez les *Styelidæ*.

Au point de vue cytologique, on peut faire les remarques suivantes : 1° la dégénérescence du cytoplasme des cellules pyloriques paraît progresser de la base vers l'apex (alors qu'il ne semble pas en être de même chez *Styela*); 2° le cycle nucléaire passe par la phase de « contraction » des noyaux; 3° l'épithélium intestinal est très modifié au voisinage des ampoules pyloriques évoluées; 4° enfin, il y a une extrême abondance de cellules à grains réfringents autour de ces dernières.

PYURIDÆ

Pyura squamulosa (Alder).

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — J'ai étudié la glande pylorique sur des échantillons recueillis à Dinard.

La glande pylorique s'étend depuis l'estomac jusqu'à la partie tout à fait terminale du rectum. Elle est composée de tubules et d'ampoules qui présentent plusieurs aspects.

FIG. 29.

Pyura squamulosa. Glande pylorique vue sur le vivant. — *a*, ampoule au stade compact, noyaux et nucléoles bien visibles; *b*, et *c*, ampoules avec lumière centrale contenant des grains réfringents colorés par un pigment caroténoïde; *d*, ampoule avec « pseudo-bordure en brosse »; *e* et *f*, *idem*, avec tractus cytoplasmiques. (× 870.)



On voit des lobules pleins (fig. 29 *a*) dont les cellules contiennent des grains réfringents incolores et, surtout, des petites granulations de pigment caroténoïde orangé. On voit aussi des lobules dont la partie centrale est occupée par des cellules en dégénérescence (fig. 29 *c*). Mais la plupart des ampoules (90 % au moins) sont du type ci-après décrit. L'épithélium est moyennement aplati et il paraît pourvu d'une pseudo-bordure en brosse assez régulière (fig. 29 *d*); on sait qu'il s'agit en réalité de figures de sécrétion ou d'expansions cytoplasmiques. Il y a quelques tractus cytoplasmiques rares ou peu visibles (fig. 29 *e* et *f*). Il y a aussi une grande lumière centrale qui renferme un liquide qui se colore en bleu vert par le sulfate de bleu de Nil (pH acide) utilisé postvitalement en cristallisoir. Il ne paraît pas y avoir de concrétions dans les ampoules pyloriques, mais en revanche l'épithélium de ces dernières est abondamment pourvu de grains de pigment caroténoïde orangé.

Dans la région du tube digestif, située au niveau de la première courbure de l'intestin, il y a des ampoules jointives (fig. 29 *b*); ces ampoules sont souvent creuses avec, dans leur lumière, quelques grains réfringents, l'épithélium présentant une pseudo-ciliation; mais il y a également des lobules pleins dont les cellules présentent les mêmes inclusions que les ampoules ci-dessus.

Il semble que, dans une région donnée de la glande pylorique, il y a à peu près synchronisme de fonctionnement pour toutes les ampoules chez un individu déterminé.

Pyura savignyi (Philippi).

J'ai pu constater que l'aspect de la glande pylorique sur le vivant est, chez *Pyura savignyi*, identique à celui qui vient d'être décrit.

ETUDE SUR COUPES. — AZÉMA [1] a bien reconnu l'existence d'un cycle dans l'épithélium des ampoules pyloriques de *Pyura savignyi* (= *Pyura morus*) et, avec quelques réserves, sa description est, dans l'ensemble, juste. On peut décrire un premier stade avec épithélium élevé composé de cellules avec noyau à grains de chromatine distincts et dont le cytoplasme présente de grandes vacuoles optiquement vides (fig. 30 *a*). A ce stade, AZÉMA décrit des cils à l'apex des cellules, j'avoue n'avoir jamais vu de véritables cils; si, dans certaines ampoules, on voit adhérent à l'apex des cellules une mince calotte qui peut paraître striée et en imposer pour une bordure en brosse, on ne voit jamais de grains basaux, et avec de très forts grossissements on a l'impression que cette pseudo-bordure en brosse est en réalité formée par de minuscules petits grains accolés. Il doit donc s'agir soit d'expansions cytoplasmiques filiformes et très brèves, soit de grains de sécrétion très petits et disposés en files. Dans un deuxième stade (fig. 30 *b*), les noyaux deviennent homogènes par suite de la diffusion de la chromatine, le cytoplasme à l'apex des cellules se charge de granulations qui adsorbent la fuchsine acide et le magenta; il ne s'agit pas d'une véritable basophilie, comme le pensait AZÉMA. Dans un dernier stade (fig. 30 *c*), ces plages « fuchsinophiles » envahissent peu à peu tout le cytoplasme, le noyau paraît se contracter au sein d'une auréole claire, entourée elle-même d'un liséré intensément coloré par la fuchsine acide et le magenta. Puis le noyau dégénère complètement et se désagrège, de même que le cytoplasme, et l'épithélium reste réduit à la membrane basale.

Il y a en somme peu de différence avec ce qui est observé au niveau de la glande pylorique de *Styela plicata*.

Si l'on étudie la glande pylorique suivant les régions du tube digestif, on fait les constatations suivantes : 1° la glande paraît absente au niveau de l'œsophage; 2° au niveau de l'estomac, les ampoules pyloriques sont relativement peu nombreuses et la plupart d'entre elles sont aux premiers stades de leur évolution; 3° au niveau de la première courbure de l'intestin (intestin moyen), les ampoules sont jointives et elles sont presque toutes à la phase ultime du cycle. On remarque autour de ces dernières de nombreuses cellules hémolymphatiques à grains réfringents fixant intensément la fuchsine acide et le magenta. D'autre part, l'épithélium de la muqueuse intestinale avoisinante est très aplati et adsorbe fortement les colorants précités; 4° au niveau du rectum, les ampoules sont toujours nombreuses et présentent presque exclusivement les stades 1 et 2.

Microcosmus sulcatus (Coquebert).

ETUDE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique est très difficile à voir sur le vivant, chez *Microcosmus sulcatus*, par suite de l'extrême abondance dans le tissu conjonctif péridigestif des cellules puriques qui donnent au tube digestif sa coloration jaunâtre. Un moyen pour tourner cette difficulté est d'ouvrir le tube digestif et de prélever un fragment très mince par la face interne de la muqueuse digestive.

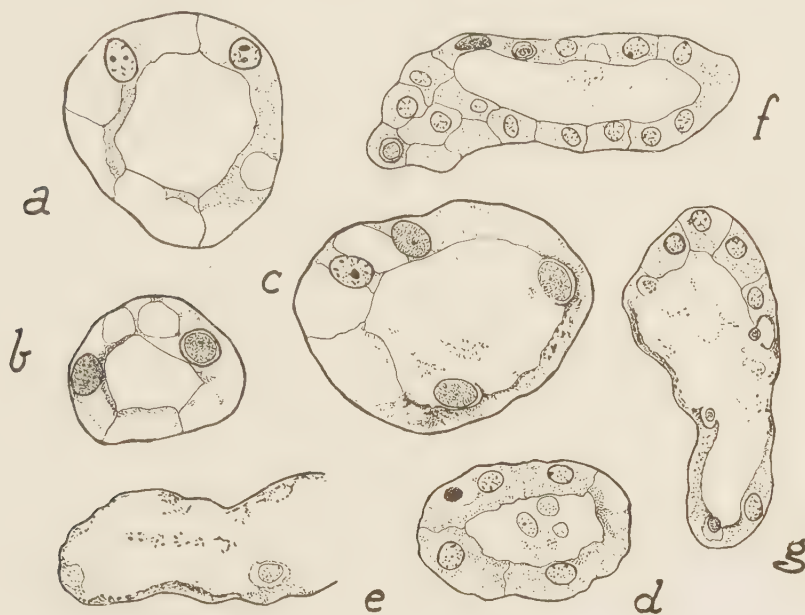


FIG. 30. — *Pyuridae*. Glande pylorique vue sur coupes. — a, ampoule pylorique de *Pygura savignyi*, au 1^{er} stade avec vacuolisation importante du cytoplasme; b, *idem*, condensation de la chromatine et contraction des noyaux; c, *idem*, stade plus évolué; d, ampoule pylorique de *Microcosmus sulcatus*, stade de début avec cellules hémolympatiques immigrées et inclusions dans le cytoplasme; e, *idem*, stade terminal avec dégénérescence de l'épithélium; f, ampoule pylorique de *Halocynthia papillosa*, stade de début avec ébauche de contraction des noyaux; g, *idem*, stade plus évolué. (× 1 240.)

On rencontre des ampoules et des tubules pleins, d'autres avec grande lumière. Les aspects observés sont sensiblement les mêmes que ceux décrits chez *Pygura*, et je n'insisterai pas.

ETUDE SUR COUPES. — ISERT [37] a fait une étude assez détaillée de la glande pylorique chez *Microcosmus vulgaris* Heller (= *Microcosmus sulcatus*). Il la trouve très développée et très étendue depuis l'œsophage jusqu'au rectum. Elle est formée de tubules et d'ampoules terminales. ISERT a très bien vu le canal excréteur très court et son débouché au niveau de la région pylorique. Dans l'épithélium des tubules et des ampoules, il a vu également des variations de la coloration des cellules et il décrit des cellules claires dont le cytoplasme présente une structure alvéolaire et renferme des petits grains jaunes fortement réfringents, et des cellules plus sombres dont le cytoplasme apparaît foncé et

grenu. ISERT pense qu'il s'agit de cellules élaborant une sécrétion, mais il ne semble pas qu'il se soit rendu compte de l'existence d'un cycle dans les cellules de l'épithélium pylorique. Il dit avoir vu de longs cils distincts au niveau de l'embouchure des tubules dans les canaux collecteurs secondaires, mais il n'en a pas vu dans les ampoules. Si l'étude anatomique de la glande pylorique faite par ISERT est juste, son étude histologique présente de grosses lacunes.

AZÉMA [1] a lui aussi étudié la glande pylorique de *Microcosmus sulcatus* et il a observé l'existence d'un cycle au niveau de son épithélium, cycle qu'il décrit sous le nom de « sécrétion holocrine ». Ses remarques histologiques sont justes, mais il prétend que les cellules, avant le début de la sécrétion, portent au centre de leur apex un paquet serré de cils.

La glande pylorique est en effet très développée chez *Microcosmus*; mais, contrairement à ce que dit ISERT, les ampoules sont relativement rares au niveau de l'estomac et très nombreuses au niveau de la première portion de l'intestin.

Autour de l'estomac, les ampoules sont pour la plupart aux premiers stades de leur évolution.

Au niveau de l'intestin moyen, la glande pylorique présente un cycle complet avec prédominance d'ampoules très évoluées. Ce cycle est identique à celui observé chez *Pyura*, et il n'y a pas à y revenir (fig. 30 *e*). Cependant, si certaines images peuvent faire penser à la présence de formations ciliées dans les canaux collecteurs d'assez gros calibre, je n'ai pas vu, comme AZÉMA, de véritables cils dans les cellules non encore évoluées des ampoules ou des tubules qui font immédiatement suite à ces dernières.

Il faut, cependant, signaler quelques petites différences avec *Pyura*. Tout d'abord, au début de l'évolution, la vacuolisation du cytoplasme est moins importante; d'autre part, les cellules semblent avoir dans beaucoup de cas une activité sécrétrice se traduisant par la présence, au sein de leur cytoplasme, d'une assez volumineuse inclusion sphérique colorable en vert par la méthode de Masson. Il faut signaler, enfin, que des éléments hémolymphatiques passent facilement dans les lumières de la glande, ces cellules immigrées paraissant être des cellules à grains réfringents. Ces deux dernières particularités histologiques (fig. 30 *d*) semblent se conjuguer pour provoquer à l'intérieur de certaines ampoules pyloriques l'existence de sortes de plages d'une « colloïde » verdâtre.

Enfin, on note la présence de cellules tout à fait comparables à celles que j'ai décrites, chez de nombreuses autres espèces, sous le nom de cellules parapyloriques.

Il ne semble donc pas que l'existence d'une excrétion purique particulièrement active par des cellules mésenchymateuses ait une influence quelconque sur l'aspect et le fonctionnement de la glande pylorique, même en ce qui concerne la partie juxta-rectale de cette formation, partie que l'on peut considérer comme plus particulièrement vouée à la fonction excrétrice.

***Halocynthia papillosa* (Linné).**

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique est très bien visible. On y voit des tubules et des ampoules terminales. Ces dernières sont tantôt pleines, tantôt avec une lumière centrale contenant de grosses boules réfringentes incolores. De même, les tubules sont soit pleins, soit avec lumière; ils peuvent aussi avoir un

aspect intermédiaire avec des zones oblitérées alternant avec des zones à lumière centrale.

L'épithélium pylorique, qui paraît syncytial, présente de nombreuses irrégularités; il contient de gros grains réfringents. Dans la lumière des ampoules, on voit des tractus cytoplasmiques et, quelquefois, des grains réfringents hyalins animés de vifs mouvements.

ETUDE SUR COUPES. — La glande pylorique paraît être très développée autour de l'estomac. L'épithélium des ampoules est le siège d'un cycle complet (fig. 30 *g*) dont les différentes phases sont identiques à celles décrites chez les autres *Pyuridæ*. On voit de nombreuses concrétions dans les ampoules, principalement dans la région proprement rectale.

STYELIDÆ

Dendrodoa grossularia (van Beneden).

ETUDE SUR LE VIVANT SANS COLORATION. — On isole le tube digestif par dissection en l'abordant à travers la branchie ouverte sur la ligne médio-dorsale.

La glande pylorique, très facilement visible avec un faible grossissement, est très développée; elle s'étend sur toute la longueur du tube digestif, depuis l'estomac jusqu'à l'anus. Elle se compose de tubules et d'ampoules terminales; les tubules s'anastomosent entre eux et se réunissent en un canal collecteur qui se détache au niveau de la région moyenne de l'intestin et se dirige vers la région pylorique de l'estomac où il se jette dans une dépression en forme d'infundibulum.

La glande pylorique est particulièrement dense dans la région moyenne de l'intestin, au niveau du point de départ du canal collecteur. Elle présente là un aspect vésiculaire, qui, à première vue, paraît différent de l'aspect qu'elle a dans la portion terminale du rectum, mais il n'en est rien en réalité, ainsi que nous le verrons ultérieurement.

Avec un fort grossissement, les ampoules présentent des aspects différents qui semblent correspondre à des stades d'évolution différents.

L'évolution paraît débiter par une phase compacte dans laquelle les ampoules sont dépourvues de lumière (fig. 31 *a*). L'épithélium qui les compose contient des granulations réfringentes de deux sortes : les unes, assez grosses, incolores; les autres, beaucoup plus petites, colorées en orangé foncé par un pigment de nature caroténoïde; le cytoplasme est finement granuleux. Dans un stade ultérieur, les ampoules présentent l'aspect dissymétrique (fig. 31 *b*), précédemment décrit chez *Styelá plicata*, avec apparition d'une lumière centrale et aplatissement progressif de l'épithélium pour aboutir au stade suivant. Ce stade (fig. 31 *d*) est caractérisé par un épithélium aminci, avec grande lumière centrale dans laquelle on voit les minces trabécules que j'ai appelés tractus cytoplasmiques. Les cellules épithéliales (fig. 32 *a*) ont un cytoplasme granuleux qui renferme de gros grains de pigment caroténoïde orangé, parfois de structure hétérogène; il y a aussi de très petits grains réfringents incolores. Il se peut que les gros grains pigmentés proviennent de la fusion des grains réfringents incolores secondairement imprégnés de pigments caroténoïdes. Dans certaines de ces ampoules, l'épithélium présente des petites expansions très régulièrement réparties qui peuvent simuler une bordure en brosse (fig. 31 *f*), bien qu'il s'agisse, non de cils, mais sans doute de simples tractus cytoplasmiques rigides et courts.

Dans la région de l'intestin moyen, au niveau du point de départ du canal collecteur, la glande pylorique a un aspect vésiculaire. Elle est constituée par des ampoules de forme sphérique, jointives, et qui, à première vue, apparaissent closes et isolées les unes des autres. En réalité, il n'en est rien et on peut se rendre compte, en écrasant avec ménagement la préparation, que ces ampoules sont en communication avec un réseau de fins tubules (fig. 31 *d*) anastomosés qui les relient en profondeur.

CANAL COLLECTEUR. — Formé par la réunion de trois ou quatre troncs principaux, le canal collecteur peut être unique, mais il est le plus souvent multiple, composé de deux ou trois canaux qui s'anastomosent entre eux pendant leur trajet. Chacun de ceux-ci est

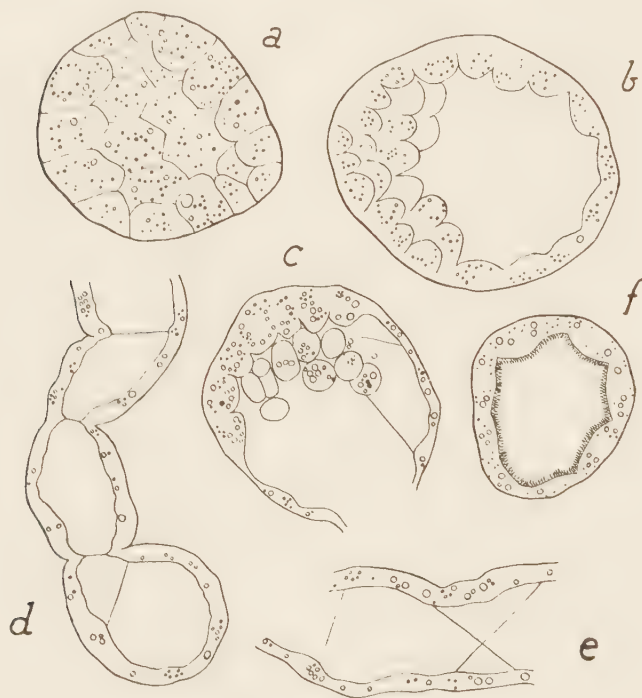


FIG. 31.

Dendrodoa grossularia. Glande pylorique vue sur le vivant. — *a*, ampoule pylorique, au stade compact; *b*, *idem*, au stade dissymétrique; *c*, *idem*, stade plus évolué; on remarque l'aplatissement de l'épithélium et l'apparition des tractus cytoplasmiques; *d*, ampoule et tubule pylorique à grande lumière centrale avec tractus cytoplasmiques; *e*, *idem*; *f*, ampoule pylorique avec « pseudo-bordure en brosse ». (× 600.)

revêtu par un épithélium formé de hautes cellules contenant de nombreuses granulations caroténoïdes, et présente une lumière avec quelques concrétions sphériques réfringentes et des grains de pigments caroténoïdes. En certains endroits, le canal apparaît plein, sans lumière visible. Il se jette dans l'estomac au niveau de son tiers postérieur.

EXAMEN APRÈS COLORATION POSTVITALE. — Avec le sulfate de bleu de Nil, les ampoules du type compact ne se colorent pas, les grains réfringents incolores se colorent en bleu foncé. Les ampoules à grande lumière centrale ont leur lumière qui se colore uniformément en bleu vif tirant un peu sur le vert. Les grains pigmentés ne paraissent pas se colorer.

Avec le rouge neutre, dans les ampoules au stade compact les grains réfringents sont colorés en rouge brique intense. Dans les ampoules à grande lumière centrale, cette lumière est uniformément colorée en rose pâle, ce qui est l'indice d'un pH acide.

Avec le bleu de méthylène, les granulations pigmentées ne sont pas colorées. Le contenu des ampoules à grande lumière est coloré en bleu vert.

L'exposition aux vapeurs d'acide osmique n'a aucune action sur la glande pylorique. Celle-ci paraît très altérée, mais aucune inclusion ne présente de noircissement qui pourrait indiquer la présomption de l'existence de corps gras.

ETUDE SUR COUPES. — L'étude histologique permet de faire les constatations suivantes :

1° La glande pylorique est très développée et étendue tout le long du tube digestif, depuis l'œsophage jusqu'au rectum terminal. Elle est formée de tubules et d'ampoules.

2° L'épithélium de ces tubules et de ces ampoules est le siège d'un cycle très net et très important, cycle qui intéresse le cytoplasme et les noyaux. J'y reviendrai plus loin.

3° L'aspect de la glande, à première vue et avec un faible grossissement, n'est pas le même au niveau de l'estomac, du postestomac, de l'intestin moyen et, enfin, du rectum terminal.

a) Au niveau de l'estomac : les tubules et les ampoules pyloriques sont beaucoup moins nombreux qu'autour de l'intestin et, à leur niveau, l'activité cytonucléaire paraît très réduite. Il existe bien un cycle, mais il n'évolue pas en général jusqu'à la dégénérescence totale de l'épithélium.

b) Au niveau du postestomac : l'aspect histologique de la glande est sensiblement le même; cependant, il paraît y avoir une activité plus grande au niveau de l'épithélium pylorique.

c) Au niveau de l'intestin moyen : la glande pylorique a un développement considérable. Elle est le siège d'une activité extrêmement intense; l'évolution cyclique de l'épithélium aboutit à la dégénérescence totale de celui-ci. Les ampoules sont, le plus souvent, réduites à la membrane basale de l'épithélium et sont remplies d'une sécrétion « colloïde ». On remarque que l'épithélium intestinal avoisinant est très aplati et souvent hypercoloré, et qu'il présente par endroits des cellules à noyaux contractés.

d) Au niveau de l'intestin terminal : les ampoules sont encore nombreuses et souvent très évoluées; leur épithélium est assez souvent dégénéré, mais on ne rencontre pas, comme précédemment, de grandes plages de « colloïde ».

CYCLE DE L'ÉPITHÉLIUM PYLORIQUE. — J'étudierai ce cycle au niveau de l'intestin moyen, où il est complet; il présente de grandes analogies avec celui décrit chez *Styela plicata* et on peut le résumer ainsi :

1^{er} stade. — L'épithélium est formé de cellules cubiques, avec noyau à chromatine granuleuse et cytoplasme réticulé (fig. 32 b).

2^e stade. — Vacuolisation du cytoplasme commençant à la périphérie des ampoules. On voit une ou deux vacuoles optiquement vides à côté du noyau (fig. 32 d).

3^e stade (fig. 32 c). — On note l'apparition d'une « sécrétion colloïde » adsorbant intensément le magenta, l'orange G et la fuchsine acide. On voit dans le cytoplasme de certaines cellules des images en forme de canalicules radiés composés de grains de sécrétion qui adsorbent les colorants précités. Ces grains, à la partie apicale de la cellule, s'agglomèrent en une sorte de plage de « colloïde » peu colorable (plutôt acidophile ?)

qui peut donner l'illusion d'une bordure en brosse (images très nettes sur les coupes colorées au Masson). Il y a, d'autre part, un net remaniement nucléaire : la chromatine devient diffuse, le noyau est beaucoup plus coloré (fig. 32 c). Puis la « sécrétion colloïde » envahit tout le cytoplasme et l'épithélium s'aplatit.

4^e stade. — On observe une contraction du noyau (fig. 32 e); celui-ci semble flotter à l'intérieur d'un cercle hypercoloré dont le diamètre est supérieur à celui du noyau aux stades précédents. La « sécrétion colloïde » est expulsée dans la lumière des ampoules

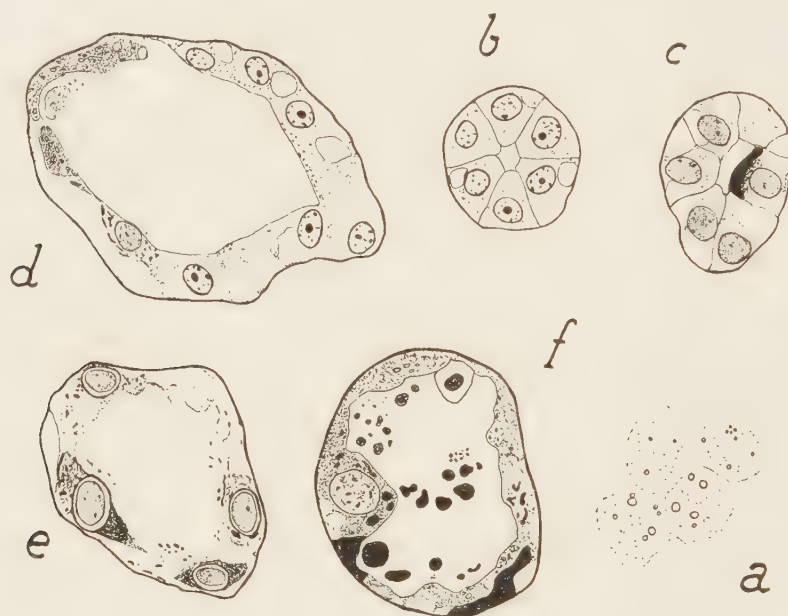


FIG. 32. — *Dendrodoa grossularia*. — a, cellules pyloriques vues sur le vivant, sans coloration ($\times 870$); b à f, glande pylorique vue sur coupes ($\times 1\,240$); b, tubule pylorique au 1^{er} stade; c, idem, stade plus évolué avec diffusion de la chromatine dans les noyaux; d, ampoule pylorique; on voit, à droite de la figure, la vacuolisation du cytoplasme; à gauche, la dégénérescence partielle de l'épithélium; e, ampoule pylorique à la fin du 3^e stade, contraction des noyaux et adsorption des colorants basiques par le cytoplasme; f, idem, stade ultime avec « sécrétion colloïde » dans la lumière et dans le cytoplasme.

(fig. 32 f) où elle se présente sous deux aspects : sous la forme de larges plages de coloration jaunâtre ou rouge, ou sous la forme de petits grains arrondis très colorés par le magenta; j'ai l'impression que ces derniers aspects dérivent des premiers. A ce stade, le noyau dégénère complètement; l'épithélium est réduit à une mince pellicule très colorée.

5^e stade. — Dans ce stade ultime, l'épithélium disparaît à son tour et la « sécrétion colloïde » est dispersée dans le tissu conjonctif environnant. Cette phase ultime du cycle paraît être représentée, dans certains cas, par une sorte d'éclatement des ampoules chargées de « colloïde », celui-ci se répandant dans le tissu conjonctif et, sans doute, dans les lacunes vasculaires voisines. On voit souvent, en effet, les grains de « colloïde » disposés en couronne autour de ces lacunes. Je n'ai pas observé ce stade (tout au moins de façon nette) chez *Styela plicata*.

L'étude histologique de l'épithélium intestinal montre qu'il présente par endroits les modifications particulières décrites chez de nombreuses espèces. La partie basale des cellules est, en effet, occupée par une zone fortement colorable par le magenta et la fuchsine acide. D'autre part, cette affinité tinctoriale particulière du cytoplasme paraît être en rapport avec des phénomènes nucléaires voisins de ceux observés dans la glande pylorique. C'est en particulier à ce niveau que l'on voit les cellules intestinales à noyaux contractés. Or, c'est précisément au niveau des zones présentant cette structure particulière qu'on observe des ampoules pyloriques avec « colloïde ». Lorsque dans l'épithélium il y a une zone où les cellules ne présentent pas cette colorabilité basale, on constate toujours également qu'à ce niveau les ampoules à « colloïde » font place à des ampoules d'un stade moins évolué. On remarquera, en outre, que dans cette région du tube digestif, les ampoules paraissent souvent disposées en trois zones à des stades d'évolution différents : au contact de l'épithélium intestinal, elles sont remplies d'une « sécrétion colloïde » ; mais leur épithélium, avec les noyaux plus ou moins évolués, est encore très visible ; les ampoules situées dans une zone intermédiaire sont entièrement dégénérées, leur épithélium est le plus souvent réduit à la membrane basale et, dans certains cas, elles sont disloquées et la « sécrétion colloïde » est éparpillée dans le tissu conjonctif environnant ; enfin, les ampoules les plus externes sont à un stade beaucoup moins évolué, et contiennent peu ou pas de « colloïde ». Ces faits sont semblables à ceux qui ont été décrits chez *Styela plicata*.

Enfin, dans cette région où l'activité de la glande pylorique est maximum, il y a autour des ampoules une grande accumulation de ces cellules particulières déjà signalées chez d'autres espèces, les cellules parapyloriques, caractérisées par un noyau à nucléole assez gros et à chromatine diffuse et par un cytoplasme contenant des granulations adsorbant le magenta et la fuchsine acide.

Il semble qu'au niveau du typhlosolis intestinal, où l'épithélium ne présente pas d'activité sécrétrice, il y ait peu d'ampoules pyloriques.

***Polycarpa pomaria* (Savigny).**

ETUDE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique de *Polycarpa pomaria* présente de très grandes analogies avec celle de *Dendrodoa grossularia* ; les aspects des tubules et des ampoules sont les mêmes. Les granulations réfringentes pigmentées sont colorées par un pigment caroténoïde orangé très foncé. Dans certaines ampoules, on voit des concrétions presque incolores, d'aspect finement granuleux et en forme de serpent.

ETUDE SUR COUPES. — La glande pylorique paraît moins développée que chez *Styela plicata* et *Dendrodoa grossularia*. L'épithélium des ampoules et des tubules est le siège d'un cycle qui ne présente pas de différences essentielles avec ce que l'on observe chez les deux espèces précédentes.

Au niveau de l'estomac, on voit des ampoules à tous les stades, et les ampoules à la phase ultime du cycle sont très abondantes, avec de nombreux grains fuchsinophiles dans la lumière. Il y a, dans les tubules et les ampoules, de nombreuses cellules à grains réfringents colorés en rouge brique par la fuchsine.

Au niveau de l'intestin moyen, les ampoules ne présentent pas l'aspect vésiculaire

observé chez *Styela* et *Dendrodoa*. Elles sont relativement peu nombreuses et assez évoluées.

On observe, comme chez les autres *Styelidæ*, des cellules parapyloriques au voisinage de certains lobules pyloriques. Elles ne présentent rien de particulier et sont d'ailleurs peu nombreuses.

Il y a des zones où l'épithélium intestinal présente des images de dégénérescence des noyaux, avec contraction de ceux-ci, comme je l'ai précédemment décrit chez *Styela* et *Dendrodoa*.

Les figures observées au niveau du typhlosolis intestinal confirment l'hypothèse que j'ai émise à propos des autres *Styelidæ* étudiés et qui fait de cette gouttière une zone de prolifération de l'épithélium. J'y ai, en effet, chez *Polycarpa pomaria*, observé, non seulement un caractère moins différencié des cellules épithéliales, mais encore des mitoses extrêmement nettes, alors que celles-ci sont toujours absentes du reste de l'épithélium intestinal.

BOTRYLLIDÆ

Botryllus schlosseri (Pallas).

ETUDE DE LA GLANDE PYLORIQUE SUR LE VIVANT. — La glande pylorique est très facilement visible. Il suffit d'isoler un zoïde d'un cormus, d'en extraire le tube digestif que l'on met entre lame et lamelle, pour voir dans la région moyenne de l'anse digestive les ampoules pyloriques groupées dans une zone très limitée de celle-ci. Cependant, la glande pylorique s'étend aussi le long du rectum et son aspect y est alors fort différent.

Au niveau de l'intestin moyen, la glande pylorique est formée d'ampoules contiguës. Ces ampoules ont un épithélium qui paraît syncytial et qui contient des petites granulations réfringentes légèrement colorées et d'autres grains réfringents, plus gros et incolores. Elles renferment un liquide hyalin et on voit, dans la lumière, des tractus cytoplasmiques tendus comme des haubans et que COLTON [12] a décrit comme étant de longs flagelles. Les ampoules sont prolongées par de petits tubules qui, le plus souvent, paraissent pleins et s'anastomosent avec d'autres, l'ensemble réalisant assez bien un aspect en « grappe de raisin ».

Au niveau du rectum, la glande pylorique est représentée par quelques tubules, en général au nombre de trois ou quatre, qui courent parallèlement à l'axe longitudinal de l'intestin, ce sont les « tubules rectaux » de COLTON. Ils sont bordés par un épithélium aplati contenant des petits granules réfringents et ils ont une lumière optiquement vide dans laquelle on ne voit pas de concrétions, mais seulement quelques tractus. Ces tubules se terminent en cul-de-sac à la partie terminale du rectum. A leur extrémité, l'épithélium est épaissi et on y voit des amas de granules réfringents.

De la région des ampoules contiguës part le canal collecteur, il se dirige vers l'estomac et il se jette dans le cæcum pylorique. Il résulte de la fusion de deux branches secondaires et il est tapissé par un épithélium élevé à cellules polyédriques. Il présente des zones avec lumière centrale alternant avec des zones oblitérées. On voit souvent, entre deux zones oblitérées, des cils battant intensément, surtout au niveau de l'embouchure du canal.

COLORATION POSTVITALE AU ROUGE NEUTRE. — Après cinq à sept heures de coloration, la région de la glande pylorique paraît beaucoup plus colorée que le reste du tube digestif. Le contenu des ampoules et des tubules est coloré en rose plus ou moins vif, ce qui indique un pH acide. On ne voit pas de concrétions solides ni de cils, mais les tractus cytoplasmiques sont bien visibles et immobiles. L'épithélium des ampoules est très finement granuleux, avec quelques rares petites granulations réfringentes incolores et d'assez nombreuses sphérules colorées en jaune par le rouge neutre, ce qui atteste leur pH alcalin. On voit la bordure apicale du cytoplasme qui apparaît un peu irrégulière.

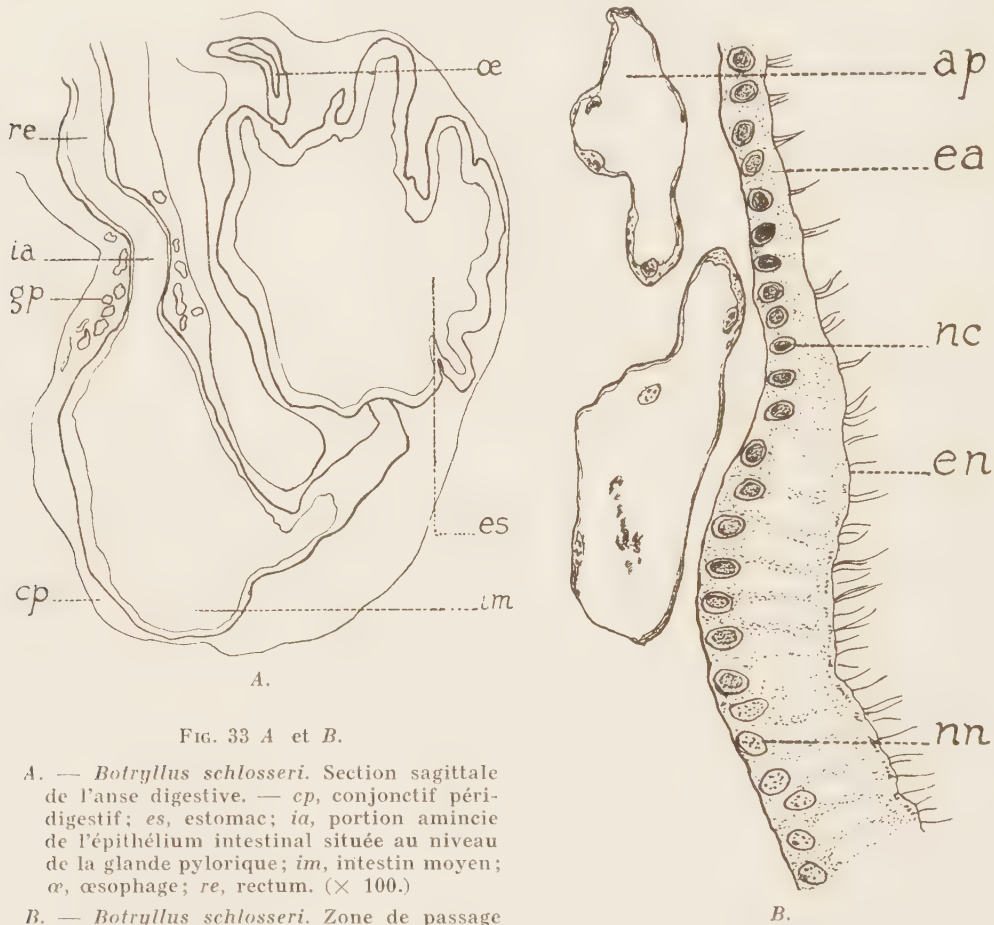
COLORATION POSTVITALE AU BLEU DE NIL. — Après coloration pendant six heures dans une solution de chlorhydrate de bleu de Nil, on fait les mêmes remarques qu'avec le rouge neutre : on ne voit pas de cils, mais des tractus. Il n'y a aucune inclusion colorée dans l'épithélium. Le contenu des ampoules et des tubules est bleu net dans les parties les plus proches de l'intestin, il est bleu plus clair au niveau des ampoules les plus périphériques. D'autre part, la coloration postvitale au bleu de Nil rend particulièrement évidente l'existence, au sein de la glande pylorique, de zones oblitérées.

ÉTUDE SUR COUPES. — Ayant fait précédemment une étude assez complète de l'histologie du tube digestif de *Styela plicata* et de *Ciona intestinalis*, je me bornerai à rappeler brièvement la structure de l'intestin de *Botryllus schlosseri*. Cet intestin présente typiquement un épithélium constitué de deux catégories différentes de cellules paraissant intimement mélangées, sauf le long du typhlosolis intestinal où existent seulement des cellules ciliées. Ces deux catégories de cellules sont : 1° des cellules non muqueuses à noyau basal et possédant uniquement des vacuoles apicales dans lesquelles se trouve une sécrétion peu réfringente et d'ailleurs peu colorable; 2° des cellules ciliées et sécrétant du mucus, à noyau médian plutôt étiré dans le sens de la longueur de la cellule; les cils sont disposés en une rangée transversale perpendiculaire à l'axe longitudinal du tube digestif. Dans la partie tout à fait terminale du rectum, au fur et à mesure que l'on va vers l'anus, cet épithélium s'abaisse progressivement et n'est plus formé que de cellules muqueuses ciliées.

Le fait important qui a été tout à fait ignoré par les auteurs, et que j'ai observé tout d'abord chez *Botryllus schlosseri* avant de le retrouver dans nombre d'autres espèces, me paraît être celui-ci : toute la région moyenne de l'intestin, considérée dans son ensemble, c'est-à-dire, en somme, la base du rectum proprement dit, est entourée par les ampoules pyloriques; or, à ce niveau, la structure typique de l'épithélium intestinal ci-dessus décrite se trouve interrompue comme le montrent les figures 33 A et B. Contrairement à ce que l'on observe en deçà et au-delà de cette zone, l'épithélium n'est plus constitué de cellules cylindriques de deux catégories, mais il s'amincit considérablement et il est formé de cellules cubiques aplaties, d'une seule catégorie, qui montrent des caractères tout à fait particuliers. Ces cellules présentent des cils relativement peu nombreux et assez longs, leur tiers apical est chargé de mucus et elles ont un noyau très caractéristique. Ce noyau à nucléole extrêmement petit présente par les colorations histologiques usuelles un fin semis de granulations basophiles, et surtout il apparaît comme contracté au sein d'une auréole de cytoplasme clair. Cet aspect reproduit de façon frappante l'une des phases du cycle nucléaire de la glande pylorique.

La pratique de la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck montre que, tandis que

les noyaux de l'épithélium en deçà et au-delà de la zone des ampoules pyloriques sont normalement « Feulgen positif », ceux de cette portion de l'épithélium intestinal modifié au voisinage des ampoules pyloriques sont rigoureusement « Feulgen-négatif », au même titre que les noyaux des stades évolués des ampoules pyloriques. Cette particularité cytochimique est d'autant plus remarquable qu'elle paraît liée au fonctionnement effectif, aussi bien de l'épithélium intestinal que des ampoules pyloriques. En effet, l'examen de



A. — *Botryllus schlosseri*. Section sagittale de l'anse digestive. — cp, conjonctif péri-digestif; es, estomac; ia, portion amincie de l'épithélium intestinal située au niveau de la glande pylorique; im, intestin moyen; α, œsophage; re, rectum. (× 100.)

B. — *Botryllus schlosseri*. Zone de passage de l'épithélium normal (en) à noyaux normaux (nn) de l'intestin, à l'épithélium aminci (ea) à noyaux contractés (nc); ap, ampoules de la glande pylorique. (× 1 100.)

blastozoïdes jeunes de *Botryllus schlosseri*, dont je reprends l'étude par ailleurs, montre les faits suivants :

Les ampoules pyloriques dans les premières phases de la blastogénèse sont constituées par des cordons cellulaires pleins situés à la périphérie de l'ébauche intestinale. A ce stade, ces organes ne sont pas encore fonctionnels, l'épithélium intestinal et la glande pylorique sont formés de cellules à caractères embryonnaires encore accusés ; il n'y a dans l'épithélium intestinal ni ciliation, ni production de mucus et à ce stade précisément la réaction de Feulgen montre que, aussi bien dans la glande pylorique que dans l'épithélium intestinal qui l'avoi sine, les noyaux sont normalement « Feulgen

positif ». Il apparaît donc que la particularité cytochimique signalée plus haut traduit de façon concrète l'activité fonctionnelle de la glande pylorique et de la zone d'épithélium intestinal qu'elle entoure.

Il existe au niveau de l'épithélium des ampoules pyloriques un cycle évolutif complet que l'on peut résumer ainsi. Dans un premier stade (fig. 34 a), l'épithélium est constitué par des cellules cubiques à cytoplasme homogène légèrement acidophile et à

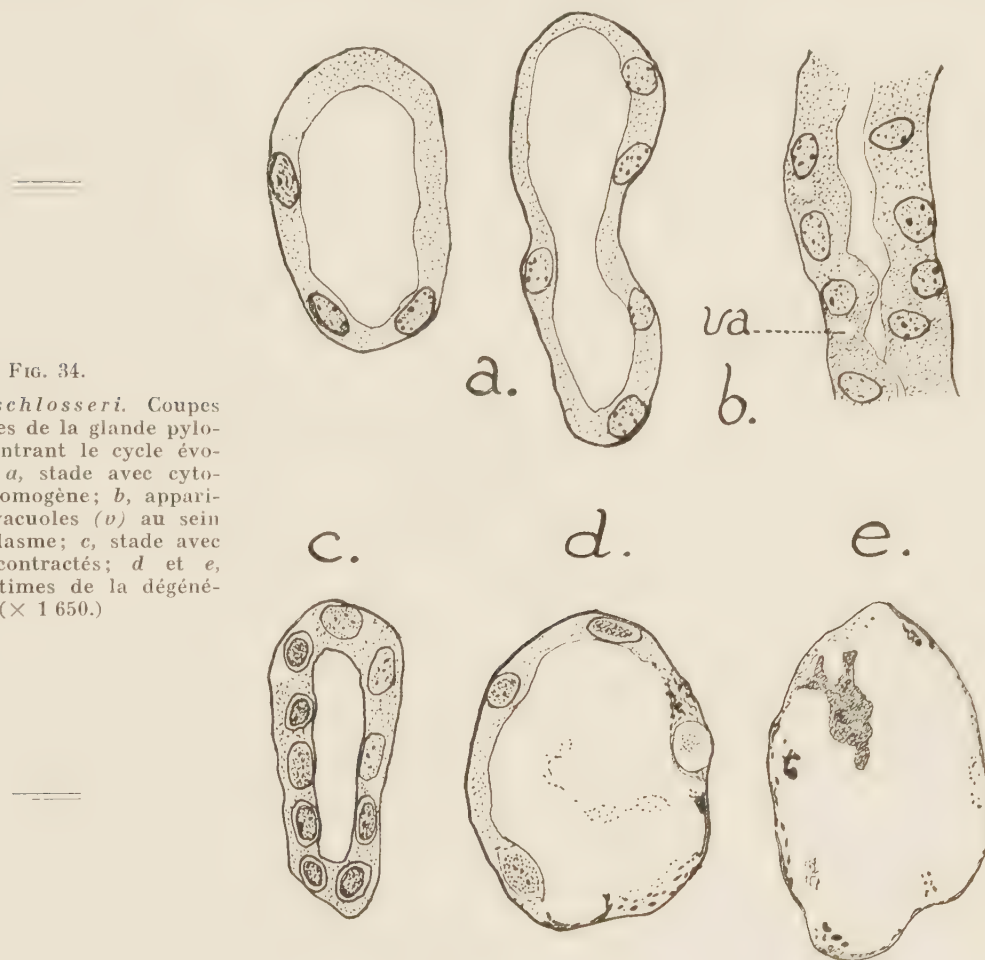


FIG. 34.

Botryllus schlosseri. Coupes d'ampoules de la glande pylorique montrant le cycle évolutif. — a, stade avec cytoplasme homogène; b, apparition de vacuoles (v) au sein du cytoplasme; c, stade avec noyaux contractés; d et e, stades ultimes de la dégénérescence. (× 1 650.)

noyau ovalaire avec chromatine finement granuleuse. Puis ce noyau normal commence par perdre son nucléole, il semble augmenter légèrement de volume et sa basophilie diminue. Ensuite, le noyau se contracte et s'isole au sein d'une sorte de vacuole lui formant auréole (fig. 34 c). J'avais interprété cette auréole, tout d'abord, comme due à une viscosité élevée du cytoplasme, incapable, dans ce cas, de combler le vide laissé par la rétraction du noyau. Mais la pratique de la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck, comme chez *Styela plicata* où les transformations nucléaires au cours du cycle sont tout à fait comparables à ce que j'ai observé chez *Botryllus*, m'a montré que cette auréole est due au rejet par le noyau de produits de destruction de certaines nucléoprotéides.

La réaction de Feulgen-Rossenbeck montre, en effet, les transformations suivantes

au sein du noyau. Au début, ce dernier apparaît clair et la chromatine se présente sous la forme de petits grains distincts « Feulgen positif », le nucléole est petit. Puis le noyau prend une coloration rose homogène par suite de la diffusion dans son sein des nucléoprotéides à base d'acide thymonucléique. Ensuite, le noyau se contracte et rejette des substances « Feulgen positives » qui forment un fin liséré autour du noyau contracté ou, parfois, une petite calotte sur la face apicale de ce dernier.

Dans un stade ultime (fig. 34 *d* et *e*), le noyau éclate et vide son contenu dans la lumière des ampoules, il est alors devenu complètement « Feulgen négatif ». L'épithélium des ampoules s'aplatit de plus en plus pour, finalement, être réduit à la membrane basale. Il semble, dans certains cas, que les ampoules ainsi amincies se disloquent et que leur contenu se répand dans le tissu conjonctif environnant, mais je ne peux affirmer qu'il ne s'agisse d'un artefact provoqué par la coupe. Quelquefois, il semble qu'il y ait, non pas caryorrhexie, mais expulsion dans la lumière des ampoules du noyau dégénéré encore entier quoique « Feulgen négatif ».

Il faut examiner maintenant ce que devient le cytoplasme pendant le cycle nucléaire et, en particulier, si son remaniement précède ou suit les phénomènes de dégénérescence du noyau.

Je pense que la dégénérescence du noyau est la conséquence des phénomènes qui se passent au niveau du cytoplasme. Celui-ci, au début, légèrement acidophile et homogène, prend bientôt une structure vacuolisée (fig. 34 *b*), encore que celle-ci soit moins nette que chez beaucoup d'autres espèces étudiées (*Dendrodoa grossularia*, *Pyura* par exemple). A cette phase de vacuolisation fait suite une évolution du cytoplasme qui lui donne, sur coupes, un aspect homogène, vitreux, et lui fait acquérir, non une basophilie à proprement parler, comme le dit AZÉMA, mais une faculté élevée d'adsorption vis-à-vis de certains colorants, tels le magenta, l'orange G et la fuchsine acide. Le cytoplasme, devenu vitreux, se dissocie alors en plages ou en sphérules inégales fortement réfringentes et adsorbant énergiquement les colorants précités. Ces sphérules tombent dans la lumière des ampoules et s'y agglomèrent plus ou moins.

Quelle est, ensuite, la destinée des sphérules réfringentes renfermées dans les tubules au dernier stade de leur évolution ? Les coupes passant par le tronc collecteur de la glande pylorique qui aboutit dans le cæcum pylorique ne montrent jamais dans leur lumière de telles sphérules réfringentes; et d'ailleurs, j'ai déjà dit que la lumière de ce prétendu canal est en réalité oblitérée par places. Ceci donne quelque crédit aux aspects que j'ai observés et mentionnés précédemment et qui me font croire, dans le cas du Botrylle, à un éclatement de certaines ampoules parvenues au terme de leur évolution et à l'éparpillement de ce matériel réfringent au sein du tissu conjonctif péri-intestinal. Ce processus me paraît, cependant, beaucoup moins net que celui que je crois avoir observé chez *Dendrodoa*.

J'ai reconnu, chez *Botryllus schlosseri*, l'existence de ces cellules particulières dont j'ai déjà parlé à propos de plusieurs autres espèces et que j'ai désignées sous le nom de cellules parapyloriques; elles sont d'ailleurs relativement peu nombreuses. J'ai discuté déjà de leur origine et de leur destinée ultime (cf. *Styela*, *Ascidia*, *Cystodites*). La question n'est sans doute pas fondamentalement différente chez *Botryllus schlosseri*; cependant, le problème de l'origine de ces éléments paraît moins aisé à trancher que chez *Styela plicata* ou *Ascidia aspersa* par exemple. L'examen de très nombreuses coupes,

s'il n'écarte pas une origine de ces éléments à partir des tubules pyloriques (donc comme dans les autres cas étudiés), rend probable une origine à partir de l'épithélium intestinal lui-même. Dans une note préliminaire [20], j'avais retenu déjà cette interprétation, je l'ai réexaminée très objectivement à la lumière des résultats que j'ai tirés d'*Ascidia aspersa* et de *Styela plicata*, et je ne crois pas devoir revenir entièrement sur mon interprétation première. Il semble que certains éléments cellulaires de cet épithélium intestinal, particulier à la région des ampoules pyloriques, puissent effectivement quitter cet épithélium et devenir libres dans les lacunes et le tissu conjonctif péri-intestinal. Les caractères cytologiques des cellules parapyloriques du Botrylle m'ont paru les rapprocher davantage des cellules de cette portion de l'épithélium intestinal que des cellules des ampoules pyloriques. D'autre part, j'ai observé à plusieurs reprises certaines figures de desquamation assez nettes (fig. 35). Il semble donc que, chez le Botrylle, la possibilité

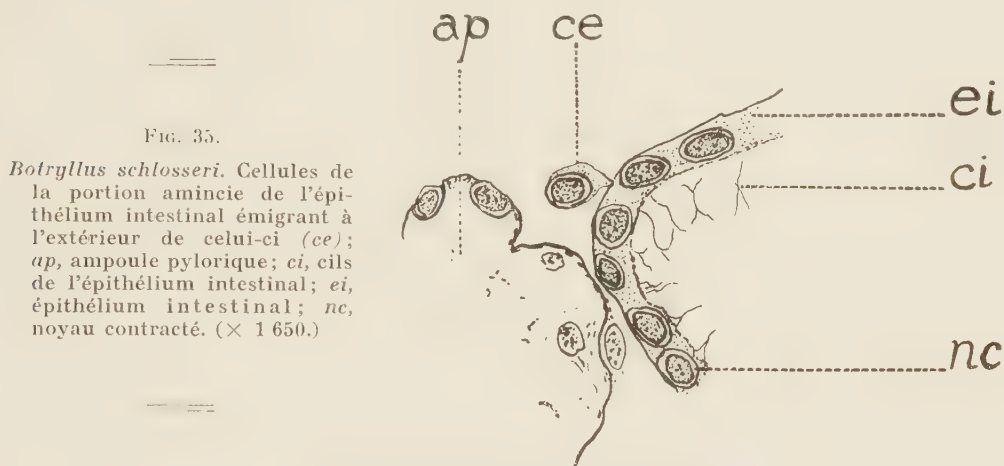


FIG. 35.

Botryllus schlosseri. Cellules de la portion amincie de l'épithélium intestinal émigrant à l'extérieur de celui-ci (*ce*); *ap*, ampoule pylorique; *ci*, cils de l'épithélium intestinal; *ei*, épithélium intestinal; *nc*, noyau contracté. ($\times 1\,650$.)

d'une origine intestinale des cellules parapyloriques doive être retenue, sans pour cela éliminer complètement leur origine à partir des ampoules pyloriques.

La question de la destinée ultérieure des cellules parapyloriques, dans le cas particulier du Botrylle, reste assez obscure. Il est certain qu'on voit dans le cytoplasme de certaines de ces cellules apparaître de petites vacuoles. Ensuite, il semble que, très rapidement, le cytoplasme se vacuolise, prend un aspect littéralement spumeux, les diverses vacuoles de taille inégale étant fortement comprimées les unes contre les autres; dans les plus jeunes de ces éléments d'aspect spumeux, on arrive encore à reconnaître le noyau caractéristique des cellules parapyloriques; ultérieurement, celui-ci devient indiscernable et l'on observe simplement des amas de vacuoles comprimées, à contours souvent réfringents. Cette dégénérescence particulière des cellules parapyloriques paraît se faire à peu près uniquement sur place et l'on ne trouve pas de ces corps spumeux dans le reste du système hémolympatique.

***Botryllus leachi* (Savigny).**

L'aspect de la glande pylorique est identique à celui observé chez *Botryllus schlosseri*, et on fait les mêmes constatations histologiques.

RECHERCHE DES PHOSPHATASES AU NIVEAU DU TUBE DIGESTIF ET DE LA GLANDE PYLORIQUE CHEZ QUELQUES ASCIDIES

J'ai fait la recherche des phosphatases alcalines par la méthode de GOMORI [26] au niveau du tube digestif et de la glande pylorique chez *Ciona intestinalis*, *Dendrodoa grossularia* et *Botryllus schlosseri*. Les résultats sont identiques chez les trois espèces étudiées et j'ai fait les constatations suivantes :

1° Au niveau de l'œsophage, il n'y a pas d'activité phosphatasique.

2° Au niveau de l'estomac, les phosphatases sont localisées à la partie apicale des cellules à inclusions; les zones de cellules à mucus ne présentent pas de phosphatases.

3° Au niveau de l'intestin moyen, il y a une intense activité phosphatasique dans toutes les cellules, aussi bien à leur partie apicale qu'à leur partie basale.

4° Au niveau du rectum, il y a très peu de phosphatases.

5° La glande pylorique, dans son ensemble, est le siège d'une intense activité phosphatasique.

En résumé, la localisation des phosphatases au niveau de l'épithélium digestif, chez les espèces d'Ascidies étudiées, se fait principalement dans les régions de cet épithélium considérées comme absorbantes. Cette constatation est en accord avec les résultats obtenus par GABE et PRENANT chez *Acanthochites fascicularis* [22].

OBSERVATIONS SOMMAIRES SUR L'EMBRYOGÉNIE DE LA GLANDE PYLORIQUE

Ainsi que nous l'avons vu dans la partie historique, de nombreux auteurs au cours d'études embryogéniques sur les Ascidies ont donné quelques indications sur le développement de la glande pylorique. J'ai laissé volontairement de côté ces données pour les grouper ici.

KROHN [43], chez *Phallusia mamillata*, voit ce développement se faire très tôt, avant l'apparition des fentes branchiales et du cœur. La première ébauche forme un prolongement cylindroïde renflé en ampoule à son extrémité libre et apparaissant à l'origine de l'intestin immédiatement en arrière de l'estomac. Ce prolongement se développe lentement, puis se divise en plusieurs rameaux qui en s'anastomosant forment un réseau autour de l'intestin.

KUPFFER [45], chez *Molgula*, décrit l'apparition, à peu près en même temps que les fentes branchiales, d'un petit bâtonnet hyalin appuyé par l'une de ses extrémités sur la paroi externe du tube digestif et qui s'accroît librement dans l'espace compris entre les deux branches du tube digestif, puis se divise et se ramifie.

GIARD [24], qui fait état de ces remarques, dit avoir suivi la formation de l'organe réfringent chez *Perophora listeri*, *Clavelina lepadiformis* et *Botryllus*, et avoir observé

que le tronc primitif part toujours de la région pylorique et gagne en se ramifiant la partie terminale de l'intestin.

CHANDELON [10], parlant du développement de la glande pylorique chez les blastozoïdes de Salpe, dit : « Si l'on descend la série de ces blastozoïdes, on reconnaît que c'est seulement vers le milieu de la chaîne qu'apparaît le premier vestige de l'organe. On voit alors un petit bourgeon se produire de dedans en dehors sur la paroi intestinale à la limite entre l'intestin et l'estomac. Il est produit par la prolifération des cellules de la paroi intestinale. » Le développement se fait très rapidement et le bourgeon donne un tube complètement plein qui se divise dichotomiquement en formant un réseau à mailles larges. Ultérieurement, les tubes montrent une cavité interne.

Citons encore les observations de SEELIGER [76] chez *Clavelina*, de ULJANIN [81] chez *Doliolum*, de RITTER [71] chez *Goodsiria* et de VAN BENEDEN et JULIN [83] chez *Perophora*. VAN BENEDEN [77] a étudié le développement embryologique de *Colella racovitzaï* et il a donné des dessins de coupes de larves sur lesquels on voit très nettement l'ébauche de la glande pylorique et de son canal principal.

PIZON [67] décrit l'origine de la glande chez le têtard et le bourgeon de Botrylle et dit que, dans les deux cas, elle est d'origine endodermique et qu'elle provient d'un simple diverticule de l'intestin. COLTON [12] affirme avoir vérifié ces résultats.

Enfin, tout récemment, BERRILL [3] rappelle que WILLEY [87] a dessiné une jeune *Ciona* juste après la métamorphose dans laquelle on voit une glande pylorique typique.

J'ai étudié le développement de la glande pylorique dans l'oogénèse chez *Ciona intestinalis* et dans la blastogénèse chez *Botryllus schlosseri*.

Ciona intestinalis.

a) EXAMEN SUR LE VIVANT. — J'ai suivi l'évolution de l'organe pylorique sur des embryons de *Ciona* obtenus par fécondation *in vitro*. On voit apparaître un bourgeon plein au niveau de la partie postérieure de l'estomac, un peu avant la jonction de ce dernier avec l'intestin. Le développement de cet organe est contemporain de la métamorphose et il est très rapide. En effet, chez de jeunes *Ciona* âgées de 48 heures seulement et possédant deux protostigmates primaires, la glande pylorique est déjà très évoluée (fig. 36 A). Elle se compose d'un tube plein se détachant de la région pylorique de l'estomac et orienté parallèlement à l'intestin. A cette portion pleine fait suite une dilatation assez volumineuse avec lumière centrale, qui est constante chez tous les individus examinés (fig. 36 B). Puis la glande a de nouveau l'aspect d'un tubule plein et elle se termine par un cul-de-sac situé au contact de l'intestin et présentant une lumière. Ceci confirme ce que KROHN a décrit chez *Phallusia mamillata*, à savoir que « le canal principal et ses branches secondaires sont des cordons solides et homogènes, alors que, dans les culs-de-sac terminaux aussi bien que dans les réseaux, on distingue déjà une cavité plus ou moins marquée ». On remarque la présence, dans la lumière des dilatations, de tractus cytoplasmiques animés de légers mouvements ondulants. Le cytoplasme des tubules est homogène et il renferme de nombreux petits grains réfringents arrondis non pigmentés. En somme, cette structure de la glande est analogue à celle d'un tubule pylorique adulte en miniature, avec cette différence, cependant, qu'il n'y a pas de concrétions.

b) EXAMEN SUR COUPES. — Il confirme l'examen sur le vivant, et en particulier, que l'origine de la glande est un cordon plein sans lumière (fig. 37 A), composé de cellules disposées sans ordre. On remarque, comme précédemment, que les dimensions de la glande sont très grandes par rapport au tube digestif.

Botryllus schlosseri.

Après étude de coupes en série de cormus qui permettent d'observer des bourgeons à tous les stades, j'ai fait les constatations suivantes :

On remarque de grandes différences, suivant les individus, dans la vitesse du développement de la glande pylorique. Certains de ceux-ci, à des stades très voisins (en

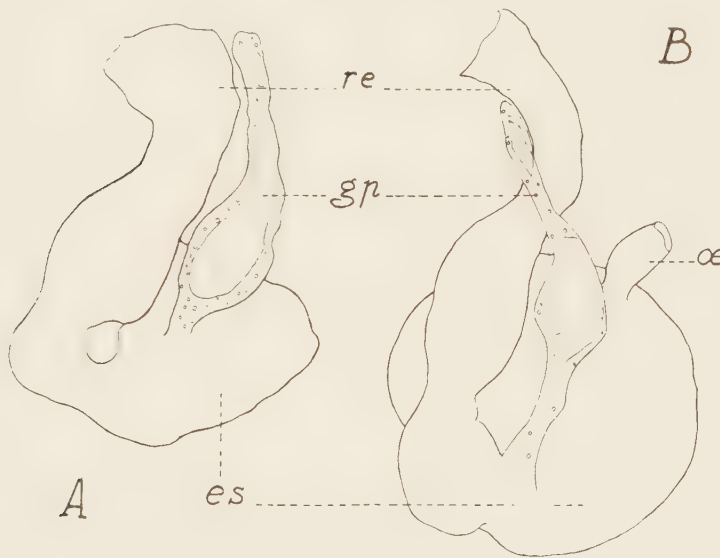


FIG. 36.

Ciona intestinalis. Embryogénie de la glande pylorique. A et B : *Ciona* examinées sur le vivant 48 heures après la fécondation, à la métamorphose ; es, estomac ; gp, ébauche de la glande pylorique, on remarque la dilatation en ampoule de la partie médiane de l'ébauche ; œ, œsophage ; re, rectum. (× 450.)

prenant comme critère d'évolution l'organisation de la branchie), ont des glandes très différemment évoluées.

Le développement de la glande pylorique se fait à partir du cæcum pylorique, très tôt et très fortement développé. Dans le cas le plus fréquent, on voit apparaître à partir de ce cæcum un cordon constitué de cellules tantôt disposées d'une manière anarchique, tantôt disposées sur deux rangées à peu près symétriques. Ce cordon se divise en deux branches qui entourent l'intestin à la façon d'un étau (fig. 37 B). Cette bifurcation du canal primitif se produit plus ou moins loin du point de départ, elle peut se faire immédiatement. Le canal et ses branches, au début pleins, se creusent plus ou moins rapidement d'une lumière.

Sur des coupes d'individus un peu plus âgés, on distingue l'organisation de la glande autour de l'intestin. Les ampoules pyloriques sont tout d'abord de simples culs-de-sac qui terminent les branches de ramification des tubules, et leur structure ne diffère en rien de celle de ces derniers. Elles sont formées de cellules cubiques qui possèdent un noyau à très gros nucléole. Ultérieurement, ces cellules s'aplatissent et délimitent une grande lumière centrale.

On remarque qu'il y a déjà une grande abondance de cellules hémolymphatiques autour de l'ébauche des tubules et des ampoules. Dans certains cas, on voit des amas de ces cellules précéder l'apparition des ampoules, et certaines images m'ont fait penser un moment à la possibilité d'une origine de certaines ampoules à partir de cellules mésenchymateuses; mais je n'ai pas de preuves suffisantes pour affirmer une telle origine.

En résumé, on peut considérer comme acquis que, aussi bien dans l'oogénèse que dans la blastogénèse, la glande pylorique apparaît très tôt, très peu avant la formation des protostigmates. Elle est d'origine endodermique et se développe à partir de la région

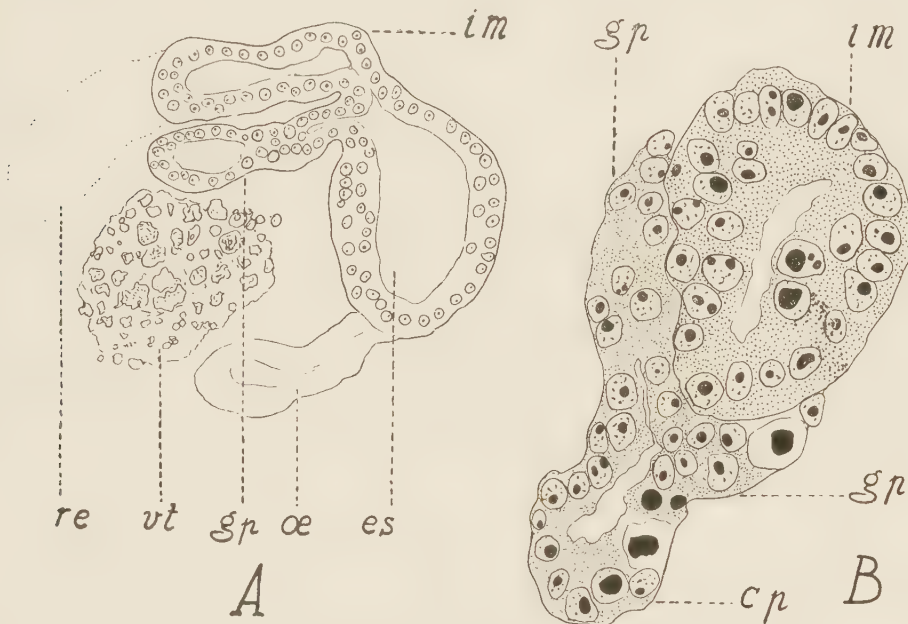


FIG. 37. — Embryogénie de la glande pylorique.

A. — *Ciona intestinalis* (48 heures après la fécondation). Reconstitution d'après trois coupes successives de 5μ d'épaisseur. — es, estomac; gp, ébauche de la glande pylorique, on remarque que la lumière de cette ébauche est partiellement oblitérée; œ, œsophage; re, rectum. ($\times 600$.)

B. — *Botryllus schlosseri*. Coupe d'embryon à la métamorphose. — cp, cæcum pylorique; gp, ébauche de la glande pylorique, on remarque la division précoce de cette ébauche en deux branches qui entourent l'intestin moyen (im). ($\times 1100$.)

pylorique de l'estomac (à partir du cæcum pylorique chez les *Botryllidæ*). Elle résulte non pas d'une invagination de la muqueuse digestive, mais d'une prolifération des cellules de la paroi du tube digestif, et ce n'est qu'ultérieurement qu'apparaît une lumière dans le canal et dans les tubules primitifs.

J'ajouterai, cependant, en terminant, que je conserve un doute sur l'origine de la glande pylorique chez le blastozoïde de *Claveline*. En effet, en étudiant de très jeunes individus de cette espèce en voie d'organogénèse à partir de chambres bourgeonnantes, j'ai observé fréquemment, dans la région où se trouvera ultérieurement la glande pylorique, des amas plus ou moins cohérents de cellules mésenchymateuses, amas qui m'ont paru

souvent être isolés les uns des autres. Sans que je puisse me prononcer de façon définitive sur ce sujet, il n'est pas exclu, cependant, d'envisager que, chez le bourgeon de Claveline (et peut-être chez le bourgeon de Botrylle), la glande pylorique soit, en quelque sorte, « montée sur place » à partir de cellules mésenchymateuses, et par portions qui se mettraient secondairement en rapport les unes avec les autres et avec la région pylorique de l'estomac.

ESSAI D'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE SUR LE RÔLE PHYSIOLOGIQUE DE LA GLANDE PYLORIQUE

Le but de la partie expérimentale est d'essayer d'établir le rôle physiologique joué par la glande pylorique.

De toutes les hypothèses proposées sur le rôle de la glande pylorique, deux seulement sont à prendre en considération, à mon sens. Ce sont celles-ci que j'étudierai sous l'angle expérimental. La première veut que la glande pylorique intervienne comme organe excréteur; la seconde fait de cette glande un organe intervenant dans la digestion.

Auparavant, un point important de la morphologie de l'organe pylorique est à élucider. L'existence d'une lumière réelle et continue du canal collecteur n'a jamais été mise en doute et cependant elle doit être examinée. La question est importante, aussi bien dans l'hypothèse d'un rôle excréteur (élimination éventuelle dans le tube digestif de substances concentrées et centralisées par la glande pylorique pour être excrétées) que dans le cas d'un rapport fonctionnel de la glande avec la physiologie de la digestion.

Etude de la perméabilité du canal collecteur.

Si la continuité des lumières de la glande et du canal (et l'existence d'une lumière continue au sein de ce dernier) n'a jamais été mise en doute, elle n'a jamais non plus été recherchée et démontrée par les auteurs qui se sont occupés de la question. La présence d'un pavillon cilié, parfois multiple, au débouché de ce canal dans la région pylorique de l'estomac, a paru à tous un gage certain de l'existence d'un canal collecteur de la glande ouvert. Or, il n'en est rien et j'apporte à l'appui de cette affirmation des preuves expérimentales, des preuves tirées de l'examen sur le vivant et des preuves histologiques d'après coupes.

1° ESSAIS D'INJECTIONS DU CANAL COLLECTEUR PAR LIQUIDE COLORÉ. — Ces expériences ont été faites chez *Styela plicata* et chez *Ciona intestinalis*.

Chez *Styela plicata*, j'ai isolé un tube digestif comprenant l'œsophage, l'estomac et la première partie de l'intestin moyen jusqu'au-delà du point de départ du canal collecteur. Une aiguille mousse montée sur une seringue de 2 cm³ est introduite dans l'estomac par l'œsophage et elle est immobilisée par plusieurs ligatures faites à différents niveaux. Une double ligature est posée sur l'intestin au niveau de son union avec l'estomac, donc au-delà du débouché du canal collecteur. Sous le contrôle d'une puissante loupe binoculaire, une injection d'encre de Chine bactériologique est poussée dans l'estomac. On ne voit pas de passage d'encre de Chine dans le canal collecteur. On peut objecter à cela

que, si le liquide ne passe pas, c'est parce que la lumière du canal est oblitérée par l'accumulation des produits d'excrétion ou de sécrétion de la glande qui seraient déversés par le canal. C'est pourquoi j'ai complété l'expérience en sectionnant celui-ci près de l'intestin. Dans ce dernier cas, il y a aucune issue de colorant par la section, et pas davantage si la section du canal est faite au ras de l'estomac, et ceci bien que les injections aient été faites sous pression jusqu'à éclatement de l'estomac.

La même expérience a été faite chez *Ciona intestinalis* avec le même résultat négatif.

2° L'EXAMEN SUR LE VIVANT, sans coloration postvitale par le rouge neutre et le sulfate de bleu de Nil, a montré, comme je l'ai déjà décrit chez *Styela plicata*, *Dendrodoa grossularia*, *Ciona intestinalis* et *Botryllus schlosseri*, que le canal collecteur de la glande pylorique présente des portions avec grande lumière centrale alternant avec des portions pleines dans lesquelles on ne voit aucune trace de colorant.

3° L'ÉTUDE DES COUPES transversales en série du canal collecteur de *Styela plicata* confirme l'existence de ces zones oblitérées. J'ajouterai, enfin, que les constatations embryologiques mentionnées précédemment chez *Ciona intestinalis* et *Botryllus schlosseri* viennent à l'appui de ce qui précède.

De cet ensemble d'observations et d'expériences qui viennent d'être exposées, on peut donc conclure que le canal collecteur de la glande pylorique n'est pas un véritable canal ouvert de bout en bout, mais qu'il présente une structure discontinue, comme les tubules pyloriques eux-mêmes, structure discontinue qui paraît être un caractère important de l'ensemble de l'organe pylorique.

Pour essayer d'élucider le rôle physiologique de la glande pylorique, je me suis livré à une série d'expériences d'ingestion et d'injection de diverses substances, colorants et divers produits chimiques. Ces expériences ont surtout porté sur *Styela plicata*, mais je les ai étendues à quelques espèces appartenant à d'autres familles. Je suivrai pour l'exposé de ces résultats expérimentaux le même plan que pour l'étude histologique.

Expériences d'ingestion.

Styela plicata.

J'ai utilisé d'abord toute une gamme de colorants : carmin d'indigo, bleu patenté, brun Bismarck, bleu de méthylène, éosine et carminate d'ammoniaque. J'ai employé des substances phagocytiques ou athrocytiques, telles que le carmin et le bleu trypan. Ces divers colorants ont été finement broyés au mortier en ajoutant peu à peu une petite quantité d'eau de mer, et la concentration voulue a été obtenue par l'addition d'eau de mer à ces solutions mères. Les animaux, généralement au nombre de cinq ou six, ont été mis dans un bac de verre de 5 litres avec une aération abondante et sacrifiés au bout d'intervalles de temps donnés; les tubes digestifs ont été isolés. Les réactions au niveau de la glande pylorique ont été étudiées par l'examen entre lame et lamelle de très minces coupes tangentielles de tissu conjonctif péridigestif, prélevées à différents niveaux du tube digestif.

1° INGESTION DE CARMIN D'INDIGO

Les expériences d'ingestion de carmin d'indigo ont été faites sur une grande échelle pour en étudier les modalités. Il serait fastidieux de rapporter ici tous les protocoles expérimentaux, je me bornerai à en citer quelques-uns à titre d'exemple et je déduirai de l'ensemble des autres l'influence de la durée de l'expérience, celle de la concentration et les réactions de la glande pylorique suivant les différentes régions du tube digestif.

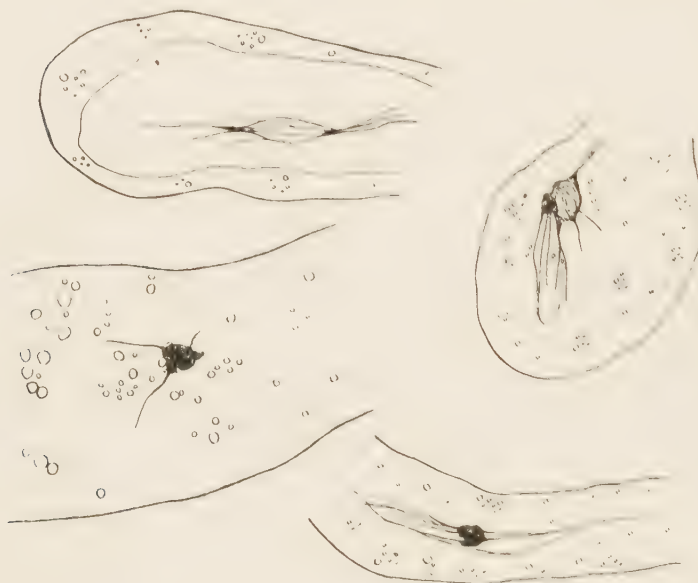


Fig. 38.

Styela plicata. Glande pylorique vue sur le vivant après 24 heures de séjour dans une solution de carmin d'indigo à 1 pour 2 000. On voit, dans la lumière de la glande, l'accumulation du carmin d'indigo sous la forme d'amas ou de filaments. ($\times$ 830).

Expérience n° 6. — Quatre *Styela plicata* de dimensions moyennes (5 cm) sont mises dans une solution de 1 g de carmin d'indigo R. A. L. pulvérisé pour 4 litres d'eau de mer (1 4 000).

Vingt-quatre heures après : on remarque à la loupe binoculaire ($\times$ 25) un piqueté bleu du tube digestif. Au fort grossissement, des coupes tangentiellles du tissu conjonctif péri-intestinal montrent de nombreux tubules et ampoules pyloriques contenant des grains et des mottes de carmin d'indigo d'où partent des réseaux s'étirant plus ou moins en filaments et en tractus intensément colorés en bleu (fig. 38). Ces tractus forment parfois des sortes de nattes tressées et, dans certains endroits, ils paraissent appuyés sur des concrétions qu'ils entourent. Je n'ai pas vu nettement de cellules hémolymphtiques à grains réfringents colorées. Il n'y a rien dans le canal collecteur, mais les ampoules pyloriques qui l'entourent présentent des grains de colorant et des réseaux colorés.

Quarante-huit heures après : chez une *Styela*, on voit à la loupe un piqueté coloré du tube digestif, en forme de mosaïque. On remarque une coloration verte de la première portion de l'intestin jusqu'au niveau du canal collecteur, et cette coloration paraît siéger dans les ampoules. Au microscope, les ampoules et les tubules ne montrent aucun dépôt de bleu, mais une coloration vert très pâle, diffuse. On remarque que si l'on ajoute de l'eau oxygénée à 20 volumes sur le tube digestif isolé, on provoque une augmentation et un virage foncé de la coloration de la première portion de l'intestin (bleu foncé et vert foncé). Il semblerait donc qu'il y ait eu réduction du carmin d'indigo dans les ampoules et les tubules pyloriques.

La réduction *in vitro* du carmin d'indigo dans l'eau de mer par l'hydrogène naissant donne bien la gamme des teintes observées au niveau de la glande pylorique dans l'expérience précédente et, après décoloration totale (indigo blanc), on revient aisément au bleu par l'adjonction de quelques gouttes d'eau oxygénée.

Expérience n° 11. — Cinq *Styela* moyennes sont mises dans une solution de carmin d'indigo dans l'eau de mer à 1 p. 1 000.

Dix-huit heures après : on note une coloration bleue visible à la loupe dans la région moyenne de l'intestin. Le tube digestif contient beaucoup de colorant. Au niveau de l'intestin, on voit d'assez nombreuses ampoules contenant des filaments (toujours peu nombreux) de carmin d'indigo. Dans la muqueuse intestinale on ne voit pas de colorant. Au niveau de l'estomac, les tubules renferment beaucoup plus de filaments bleus. Il n'y a toujours aucune trace de colorant au niveau de la muqueuse stomacale. Il semble donc que le carmin passe à travers la muqueuse digestive sous forme dissoute ou, peut-être, sous forme réduite, mais en tout cas invisible. Dans la région de l'œsophage, les ampoules qui renferment des filaments sont beaucoup moins nombreuses qu'au niveau de l'estomac, mais la densité de coloration est la même. Il est à noter que l'on voit dans le tissu conjonctif qui entoure la glande pylorique de nombreux éléments hémolympatiques colorés par le bleu.

Vingt-cinq heures après : chez un individu, le tube digestif contient du carmin, mais il n'y a rien dans la glande pylorique. Chez un autre individu, la glande pylorique paraît, macroscopiquement, légèrement colorée, et l'on voit quelques ampoules, avec des filaments bleus, autour de l'estomac. Il n'y a rien au niveau de l'intestin.

Expérience n° 25. — Quatre *Styela* sont mises dans une solution de 1 g de carmin d'indigo dans 2 litres d'eau de mer (1/2 000).

Vingt-quatre heures après : le tube digestif contient du carmin. Par transparence, la région de l'intestin qui fait suite au point de départ du canal collecteur est verte. Quelques ampoules pyloriques de la région moyenne de l'intestin présentent des filaments colorés en bleu. Au niveau de l'estomac, il y a quelques ampoules uniformément colorées en bleu. En faisant une coupe dans la région de l'intestin colorée en vert, on voit très nettement presque toutes les ampoules colorées en vert pâle; il ne semble pas y avoir de filaments bleus. Il n'y a pas de carmin d'indigo dans la muqueuse intestinale.

Expérience n° 18. — Sept *Styela* sont mises dans une solution à 1 p. 3 000 de carmin d'indigo R. A. L., non pulvérisé, dans l'eau de mer.

Vingt-neuf heures après : au niveau de l'intestin moyen, on voit quelques ampoules qui présentent en leur centre un amas de coloration brunâtre paraissant constitué par de fines aiguilles cristallines. Le tube digestif est plein de carmin.

Cinquante-trois heures après : au niveau de l'estomac, de l'intestin moyen et de l'intestin terminal, de très nombreuses ampoules contiennent un énorme grain arrondi de carmin d'indigo de couleur bleu très foncé. En particulier au niveau de l'estomac, la presque totalité des ampoules contient un ou plusieurs grains de colorant (souvent trois ou quatre). Certains grains de carmin d'un bleu très foncé présentent à leur périphérie un halo de coloration rougeâtre. Ces aspects ressemblent à ceux que COLTON a vus dans ses expériences et dessinés [12].

Soixante-dix-sept heures après : chez trois individus différents, on retrouve les mêmes aspects au niveau de la glande pylorique.

J'arrêterai là l'exposé des nombreux protocoles d'expériences d'ingestion de carmin d'indigo, toutes les autres expériences ayant donné des résultats rigoureusement identiques à celles que je viens de décrire sommairement. Il résulte de cet ensemble d'expériences que la glande pylorique de *Styela plicata* accumule le carmin d'indigo absorbé par voie digestive. Cette accumulation se fait le plus souvent sous la forme de fins filaments, mais peut revêtir aussi d'autres aspects : coloration diffuse du liquide contenu dans les ampoules pyloriques ou amas de gros grains de carmin. Cette diversité d'aspects est peut-être due à des différences dans l'état physiologique des animaux, mais me paraît plus probablement en rapport avec des variations dans la composition du carmin d'indigo. Ce dernier en effet n'a pas une formule chimique très définie et peut contenir de nombreuses impuretés (dans certains cas, les filaments de carmin ne sont pas bleus, mais ont

une coloration rose). D'autre part, on ne voit jamais de traces de carmin d'indigo dans la muqueuse digestive; on peut supposer que ce dernier est absorbé à l'état de leucodérivé, et ce qui rend cette hypothèse très vraisemblable c'est la constatation, dans certains cas, d'une ébauche de réduction du carmin d'indigo (coloration plus ou moins verte). Enfin, par ailleurs, il faut noter la très grande abondance de cellules hémolymphatiques à grains réfringents chargées de colorant dans le voisinage des ampoules pyloriques. Il est logique de penser qu'elles jouent probablement un rôle dans le transport du carmin d'indigo.

INFLUENCE DE LA CONCENTRATION. — Afin de mettre en évidence un rapport possible entre la concentration des solutions de carmin d'indigo et la rapidité et l'importance de l'accumulation de ce dernier dans la glande pylorique, des *Styela* ont été mises dans des solutions dont le titre était : 1 p. 1 000, 1 p. 2 000, 1 p. 3 000, 1 p. 4 000, 1 p. 6 000 et, enfin, dans une solution saturée filtrée deux fois. De ces diverses expériences, il ressort que la concentration n'a aucune influence notable si les solutions ne sont pas filtrées, mais que, par contre, si ces dernières sont filtrées, le délai nécessaire pour que le colorant apparaisse dans les ampoules est beaucoup plus long. Ainsi, il a fallu neuf heures avec une solution à 1 p. 6 000 non filtrée, alors que quatre-vingt-seize heures étaient nécessaires avec une solution à 1 p. 3 000 filtrée deux fois sur du papier Joseph. Ceci s'explique par le fait que le carmin d'indigo étant très peu soluble dans l'eau de mer, une solution non filtrée contient toujours des particules de colorant non dissous que l'animal ingère et qui s'accumulent dans le tube digestif, ce qui, évidemment, n'a pas lieu avec une solution filtrée.

INFLUENCE DU TEMPS ÉCOULÉ. — Il y a de trop grandes différences individuelles pour que l'on puisse établir un rapport entre le pourcentage des ampoules pyloriques présentant des filaments de carmin et la durée des expériences; cependant, on peut noter que le temps nécessaire pour que le colorant apparaisse dans la glande est en moyenne de douze à vingt-quatre heures. Mais remarque beaucoup plus intéressante, cette apparition du carmin ne se fait pas simultanément tout le long du tube digestif. Ce sont les ampoules de la région de l'estomac qui sont les premières colorées, puis celles qui entourent le rectum et l'œsophage et, enfin, celles de l'intestin moyen en dernier lieu. Il n'y a donc pas synchronisme avec la progression du colorant dans le tractus digestif lui-même.

VARIATIONS DE L'ACCUMULATION DU CARMIN D'INDIGO SUIVANT LES RÉGIONS DU TUBE DIGESTIF. — Le pourcentage des ampoules présentant des filaments de carmin subit des variations très importantes suivant les régions du tube digestif. Par ordre d'importance décroissante, on peut citer celles des régions de l'estomac, du rectum, de l'œsophage et, enfin, de façon beaucoup plus réduite, celles de l'intestin moyen. En particulier, les ampoules pyloriques contiguës à grande lumière de la région de départ du canal collecteur ne présentent, en général, que peu ou pas de filaments de carmin, même après un séjour de quatre jours des *Styela* dans une solution à 1 p. 4 000. Cette constatation me paraît avoir une grande importance, ainsi que nous le verrons ultérieurement, car cette région de l'intestin moyen doit être considérée comme la région absorbante et c'est elle, d'autre part, où j'ai observé des modifications de la structure histologique de la muqueuse intestinale.

INFLUENCE DU JEÛNE. — Un lot de *Styela* ayant jeûné un mois a été réparti dans des solutions de carmin d'indigo avec des *Styela* témoins venant d'être pêchées. L'examen comparatif des ampoules pyloriques de ces animaux a été fait simultanément à intervalle donné. De ces expériences, il est résulté que le jeûne n'a aucune influence ni sur la vitesse d'apparition du carmin dans les ampoules, ni sur l'importance de son accumulation.

ÉTUDE DE L'ÉLIMINATION DU CARMIN D'INDIGO HORS DE LA GLANDE PYLORIQUE. — *Expérience n° 27.* — Cinq *Styela* sont mises dans une solution de carmin d'indigo non pulvérisé à 1 p. 4 000.

Quarante-huit heures après : un individu est mort; un autre individu, disséqué, montre une glande pylorique contenant de gros amas arrondis, brunâtres, de carmin d'indigo. Les trois *Styela* restant sont sorties du colorant et mises dans un grand bac d'eau de mer avec eau courante.

Une de ces *Styela*, disséquée après vingt-quatre heures, montre au niveau de la glande pylorique les mêmes concrétions de carmin, tout le long du tube digestif depuis l'œsophage jusqu'au rectum terminal, à l'exception de la zone des ampoules contiguës. On remarque que l'on trouve du carmin dans les ampoules et les tubules à quelque stade qu'ils soient (stade compact ou stade avec épithélium aplati et grande lumière centrale). Le canal collecteur, tantôt plein, tantôt avec une lumière, ne présente aucune trace de colorant, alors que les ampoules qui l'entourent en présentent des traces.

Chez une deuxième *Styela*, examinée après soixante-douze heures, la glande pylorique présente toujours les concrétions brunâtres de carmin, mais on voit, dans certaines ampoules, aussi bien au niveau de l'estomac que de l'intestin, un liséré bleu autour des concrétions de carmin et, dans certains cas, on voit partir de ces concrétions des filaments bleus formant parfois des nattes. On peut se demander s'il ne s'agit pas là d'une ébauche d'élimination des amas de carmin ?

Après neuf jours, en examinant le tube digestif de la troisième *Styela* avec un faible grossissement, on voit un fin piqueté de points bruns qui représentent les amas de carmin contenus dans les ampoules pyloriques. Ces dernières présentent, au fort grossissement, le même aspect que chez la *Styela* examinée vingt-quatre heures après; les concrétions de carmin semblent « figées » et n'ont pas le liséré bleu observé chez l'individu précédent. Le canal collecteur est plein et ne contient pas de colorant.

Expérience n° 32. — Des *Styela*, ayant séjourné quarante-huit heures dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 4 000 sont mises dans l'eau de mer courante.

Huit jours après, le tube digestif est vide et ne contient plus de carmin, les ampoules pyloriques présentent encore de nombreux filaments de colorant. Il en est de même quinze et dix-huit jours après, surtout dans les ampoules entourant l'estomac.

Ces expériences montrent qu'une fois qu'elle a accumulé le carmin d'indigo (que ce soit sous forme de filaments ou sous forme de concrétions), la glande pylorique exclut ce dernier de l'organisme, tout au moins pendant un temps assez long. D'autre part, il se confirme que le canal collecteur ne joue aucun rôle dans l'élimination du carmin.

2° INGESTION DE BLEU PATENTÉ

Expérience n° 37. — Trois *Styela* sont mises dans une solution de 2 g de bleu patenté dans 2 litres d'eau de mer (1 p. 1 000).

Vingt-quatre heures après : à l'examen de la glande pylorique le résultat est très frappant. On voit de nombreuses ampoules colorées en bleu azur, coloration tranchant sur la couleur légèrement verdâtre environnante. On remarque que toutes les ampoules ne sont pas colorées et que, d'autre part, le tissu conjonctif péri-intestinal présente des zones absolument incolores à côté de zones présentant une coloration verte diffuse. On remarque aussi que l'épithélium des ampoules n'est pas coloré, non plus que les granulations et les grains réfringents qu'il renferme. Ces remarques prouvent qu'il ne s'agit pas d'un phénomène de coloration vitale, mais

bien d'une accumulation élective du bleu patenté dans la glande pylorique. Le tube digestif est plein de colorant, mais on ne voit pas de ce dernier dans la muqueuse digestive. Il y a dans le tissu conjonctif péridigestif de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées. Le canal collecteur, plein, ne contient pas de bleu.

Au bout de quarante-huit heures, chez les individus examinés, le pourcentage des ampoules colorées n'est pas beaucoup plus grand que chez les individus précédents. On observe différents aspects que l'on peut classer ainsi : 1° Des ampoules à grande lumière centrale uniformément colorée en bleu azur, l'épithélium et les granulations réfringentes n'étant pas colorés. 2° Des ampoules et des tubules pleins, uniformément colorés en vert émeraude, tandis que les tissus environnants présentent eux aussi une couleur verte diffuse; il pourrait s'agir seulement d'un phénomène d'adsorption. 3° Des ampoules à grande lumière non colorée dans lesquelles on voit des concrétions vertes et, quelquefois, de gros grains réfringents colorés en vert. 4° Des ampoules et des tubules non colorés. Il y a dans le tissu conjonctif de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées en vert ou en bleu. Le canal collecteur, souvent oblitéré, n'est pas coloré, mais on peut voir quelquefois, près de son embouchure dans l'estomac, une grosse concrétion colorée en vert. On ne voit jamais dans les ampoules des amas de bleu patenté ou des filaments colorés, comme on en observe avec le carmin d'indigo.

Des nombreuses expériences faites il résulte que, comme dans le cas du carmin d'indigo, la concentration, la durée de l'expérimentation et le jeûne n'ont pas d'influence sur la rapidité et le degré de l'accumulation du bleu patenté dans la glande pylorique. De même, l'étude de la répartition de ce colorant dans la glande pylorique suivant les régions du tube digestif montre que son accumulation est maxima au niveau de l'estomac, puis de l'œsophage et du rectum, tandis que les ampoules contiguës de la région de l'intestin moyen ne sont pas colorées ou ne le sont que très peu.

ELIMINATION DU BLEU PATENTÉ. — Des *Styela* ayant séjourné pendant quarante-huit heures dans des solutions de bleu patenté à 1 p. 1 000 et à 1 p. 3 000 sont remises dans l'eau courante. Elles sont examinées sept, onze et dix-huit jours après. Le tube digestif montre, dans son ensemble, une couleur verte assez foncée et la glande pylorique a le même aspect que lors des examens faits immédiatement au sortir du colorant. Le canal collecteur n'est pas coloré. Donc, comme dans le cas du carmin d'indigo, le bleu patenté reste dans les ampoules pyloriques longtemps après l'ingestion.

3° INGESTION DE BRUN BISMARCK

Deux séries d'expériences ont été faites :

a) Deux *Styela* sont mises dans une solution renfermant 40 cm³ de brun Bismarck à 1 p. 100 pour 2 litres d'eau de mer.

Douze heures après : le tube digestif est coloré en rouge brique intense. Au niveau de la glande pylorique, on ne voit pas de concrétions brunes et il n'y a pas de modification notable; on remarque simplement une coloration jaune orangé de la lumière de quelques tubules. Il y a de nombreuses cellules hémolymphatiques libres surchargées de colorant.

Quarante-quatre heures après : on observe d'assez nombreuses cellules à grains réfringents à différents stades intensément colorés par le brun Bismarck. Les phagocytes univacuolaires absorbent couramment deux ou trois de ces éléments. Aucun autre élément hémolymphatique libre ne paraît retenir le brun Bismarck et les ampoules et les tubules pyloriques restent parfaitement indemnes de toute coloration.

b) Quatre *Styela* sont mises dans une solution de brun Bismarck à 1 p. 2 000.

Vingt-quatre heures après : on remarque de nombreuses cellules hémolymphatiques à grains réfringents colorées en brun. Les ampoules à grande lumière sont colorées en jaune doré. L'aspect est analogue à celui observé avec le bleu patenté.

Soixante-douze heures après : l'aspect de la glande pylorique est le même chez les trois autres *Styela*.

Ces expériences n'ajoutent rien aux constatations de COLTON sur *Botryllus schlosseri*.

4° INGESTION DE BLEU DE MÉTHYLÈNE

Bien que le bleu de méthylène soit un colorant vital et que, partant, les résultats obtenus avec ce colorant soient sans grande signification, je l'ai employé en ingestion afin d'établir une comparaison avec les expériences d'AZÉMA sur les vésicules rénales des *Ascidiidæ*.

Des *Styela* sont mises dans une solution de bleu de méthylène dans l'eau de mer à 1 p. 2 000.

Vingt-quatre heures après : la glande pylorique n'est pas colorée, mais on voit dans le tissu conjonctif péridigestif de très nombreuses cellules hémolymphatiques contenant des grains colorés en bleu vert.

Quarante-huit heures après : de nombreuses ampoules à grande lumière de la région de l'estomac et de celles du rectum présentent une coloration bleue uniforme, tandis que les ampoules contiguës de la région de l'intestin moyen ne sont pas colorées. On voit de nombreuses cellules hémolymphatiques contenant du bleu de méthylène. Dans certaines ampoules, les concrétions sont colorées en bleu.

AZÉMA a étudié *in vitro* l'excrétion du bleu de méthylène par les vésicules rénales des *Ascidiidæ*. Il note tout d'abord une légère coloration bleue de la lumière des vésicules, puis une coloration des vacuoles des cellules vésiculaires. Les concrétions, d'abord incolores, absorbent ensuite le colorant et se teintent; enfin, il se fait à leur surface une condensation du bleu de méthylène sous forme de fines gouttelettes. Dans les ampoules pyloriques, pendant toute la durée des expériences, l'épithélium ne présente aucune trace de colorant de même que les granulations réfringentes, et je n'ai pas observé la condensation du bleu de méthylène autour des concrétions pyloriques. Je pense que la coloration de ces dernières est due à un simple phénomène d'adsorption. On est d'ailleurs, en cours d'examen, rapidement gêné par la diffusion du bleu de méthylène; c'est pourquoi les expériences d'ingestion de ce dernier colorant me paraissent être sans grande signification en ce qui concerne l'étude de la glande pylorique.

5° INGESTION D'ÉOSINE

Ces expériences n'apportent pas de renseignements nouveaux.

Des *Styela* sont mises dans une solution d'éosine dans l'eau de mer à 1 p. 2 000. La glande pylorique examinée vingt-quatre heures après montre que la lumière des ampoules est colorée en rose au niveau de l'intestin, alors qu'au niveau de l'estomac la glande n'est pas colorée. Il y a de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées. Il est cependant assez frappant de constater que, contrairement à ce qui se passe pour les autres colorants envisagés, ce sont, dans le cas de l'éosine, les ampoules de la région intestinale moyenne qui se colorent les premières.

6° INGESTION DE BLEU TRYPAN

Cinq *Styela* sont placées dans une solution de bleu trypan dans l'eau de mer à 1 p. 2 000. Des examens pratiqués quarante-huit et soixante-douze heures après ne montrent aucune trace de colorant dans les ampoules et les tubules pyloriques, mais on voit, dans leur voisinage, de nombreuses cellules hémolymphatiques contenant quelques granulations de bleu trypan.

7° INGESTION DE CARMIN

1 g de carmin finement broyé est délayé dans 100 cm³ d'eau distillée et on complète avec de l'eau de mer jusqu'à 2 litres. Des *Styela* sont mises dans cette solution. Les examens sont faits seize et vingt-sept heures après. Le tube digestif est bourré de colorant et il y a dans le tissu conjonctif qui l'entoure quelques cellules à grains réfringents renfermant des granulations roses. Au niveau des ampoules et des tubules pyloriques, on ne voit aucune accumulation de carmin, l'épithélium et les gros grains réfringents ne sont pas colorés, seules les plus petites granulations caroténoïdes paraissent colorées en rouge, mais à cause justement de leur petitesse on peut penser qu'il s'agit d'un phénomène de réfringence. Des expériences faites avec une solution de carmin à 1 p. 1 000 ont donné le même résultat négatif.

8° INGESTION DE CARMINATE D'AMMONIAQUE

Le carminate d'ammoniaque a été préparé selon la formule donnée par Arthur BOLLES LEE et F. HENNEGUY :

Carmin	0,50 g
Ammoniaque concentré	1 cm ³
Eau distillée	25 cm ³

On dissout le carmin dans l'ammoniaque et on ajoute l'eau. Cette solution est étendue de 2 litres d'eau de mer.

Six *Styela* sont mises dans 4 litres de la solution précédente.

Quarante-huit heures après, on observe d'assez nombreuses cellules à grains réfringents contenant du colorant, alors que dans les ampoules et les tubules pyloriques on ne voit aucune accumulation de carminate et que leur lumière est rigoureusement incolore. Dans la région de l'estomac et du rectum, les petites granulations caroténoïdes paraissent colorées en rouge.

Soixante-quinze heures après : un individu disséqué montre, dans les ampoules pyloriques au niveau de l'estomac, et à un degré moindre au niveau du rectum, des concrétions de coloration brunâtre; ces concrétions, en faisant varier la mise au point, paraissent avoir absorbé le carminate d'ammoniaque, car elles sont légèrement colorées en rose, de même que les petites granulations caroténoïdes. L'épithélium et la lumière des ampoules sont indemnes de coloration. Il y a d'assez nombreuses cellules hémolymphatiques colorées par le carminate.

Je pense que la coloration des concrétions est due à un phénomène d'adsorption et non à une élimination du carminate, car cette coloration est légère, uniforme et, nulle part, on ne voit de condensation ou de grains de colorant. Je pense de même que la coloration des petites granulations caroténoïdes est un aspect dû à la réfringence. On peut donc conclure que la glande pylorique n'absorbe pas et n'élimine pas le carminate d'ammoniaque. Il est à remarquer que, déjà, KOWALEWSKI [42] avait noté que ce colorant

n'était excrété par aucun organe chez *Phallusia mentula* et chez *Molgula*, et qu'AZÉMA dans ses recherches sur l'excrétion *in vitro* des vésicules rénales des *Ascididiæ* avait obtenu les mêmes résultats négatifs. COLTON [12], chez le Botrylle, a vu ce même colorant absorbé seulement par les vacuoles des « cellules glandulaires intestinales » qu'il colorait légèrement et par quelques cellules sanguines.

Résultats des expériences d'ingestion dans les différentes familles d'Ascidies.

Clavelina lepadiformis. — La glande pylorique de *Clavina lepadiformis* n'absorbe pas et n'élimine pas le carmin d'indigo.

Des Clavelines sont mises dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 4 000. Après quarante-huit heures, le tube digestif est surchargé de colorant, la glande pylorique ne présente ni filament, ni aucune trace de carmin d'indigo, et la lumière des ampoules n'est pas colorée.

Les *Didemnidæ* supportent très mal la captivité, ils s'accommodent encore plus mal d'un séjour dans des solutions de colorant. J'ai fait, cependant, quelques expériences avec *Diplosoma gelatinosum*. Des colonies de cette espèce sont mises dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 3 000. Après vingt-quatre heures de séjour, la glande pylorique ne présente aucune réaction et, en particulier, la vésicule située sur le canal collecteur n'est pas colorée. Il en est de même avec des solutions à 1 p. 2 000 et 1 p. 1 000 après quarante-huit heures de séjour.

Comme les *Didemnidæ*, les *Polyclinidæ* sont très fragiles et l'expérimentation est rendue difficile de ce fait. Cependant, j'ai pu constater que la glande pylorique chez *Synoicum argus* et *Amaroucium areolatum* n'absorbe pas et n'élimine pas le carmin d'indigo après un séjour de vingt-six heures dans une solution de ce colorant à 1 p. 3 000. Il en est de même chez *Amaroucium areolatum*, pour le bleu patenté à la concentration de 1 p. 2 000.

D'une manière générale donc, la glande pylorique, chez les Aplousobranches, ne paraît ni absorber, ni éliminer les colorants et, en particulier, le carmin d'indigo.

Ciona intestinalis. — 1° Carmin d'indigo. Les expériences d'ingestion de carmin d'indigo ont été faites sur une assez grande échelle, puisque j'ai fait 20 séries d'expériences portant sur deux cents *Ciona*. Je rapporterai trois de ces expériences.

Expérience n° 8. — Quatorze *Ciona* sont mises dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 1 000.

Vingt heures après : sur quatre *Ciona* examinées, une présente au niveau des ampoules et des tubules pyloriques une coloration uniforme vert pâle, visible à la loupe binoculaire. Au fort grossissement, on ne voit, dans la glande pylorique, ni filament, ni amas de carmin.

Vingt-quatre heures après : Sur dix *Ciona* examinées, quatre présentent une coloration bleu vert diffuse de la glande pylorique. Cette coloration est surtout visible, au niveau du rectum terminal, dans la région où il n'y a plus de testicule autour de l'intestin. Chez une *Ciona*, on voit un canal collecteur double, coloré en vert pâle, tranchant sur la couleur blanche du testicule sous-jacent. Sur certaines préparations, on voit des formations colorées en violet qui m'ont paru être des concrétions situées dans les ampoules pyloriques.

Expérience n° 14. — Cinq *Ciona* sont placées dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 2 000.

Quarante-huit heures après : chez deux *Ciona*, la glande pylorique ne présente aucune réaction.

Soixante heures après : chez une seule *Ciona*, certains tubules, dans la région du rectum, paraissent légèrement teintés en violet. Il y a, dans certaines ampoules, de grosses concrétions biréfringentes, mamelonnées et fenêtrées; ces concrétions sont aussi colorées uniformément en violet.

Expérience n° 19. — Dix *Ciona* sont mises dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 4 000. Quinze heures après : la glande pylorique n'est pas colorée. Vingt-quatre heures après : même résultat négatif. Quarante-huit heures après : on remarque dans les tubules, au niveau du rectum, des concrétions incolores.

Quatre-vingt-quatre heures après : le tube digestif est rempli de carmin d'indigo. On voit dans les tubules de très nombreuses et volumineuses concrétions pyloriques dont certaines paraissent bleutées, mais il est possible que cette impression soit seulement due à la réfringence élevée de celles-ci.

Cinq jours après : le tube digestif est plein de colorant, mais la glande pylorique est rigoureusement indemne de coloration et les concrétions restent incolores.

Sur la vingtaine d'expériences faites, j'ai observé dix-huit fois le même résultat négatif que ci-dessus, et sur deux cents *Ciona* mises en expérience et examinées, j'ai observé dix fois seulement une réaction colorée de la glande pylorique.

Lors des expériences d'ingestion de carmin d'indigo chez *Ciona*, les phénomènes sont donc très différents de ceux observés chez *Styela*. On ne voit jamais d'accumulation de colorant sous la forme de filaments ou de grains, tout au plus observe-t-on, dans quelques rares cas, une coloration, le plus souvent violette, de la lumière des ampoules et des concrétions biréfringentes, au niveau de la portion terminale du rectum. Deux hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ces faits : 1° Chez *Ciona*, la glande pylorique aurait un rôle absorbant ou excréteur réduit au minimum, rôle dont l'importance varierait d'un individu à un autre. La constatation, au niveau des ampoules et des tubules de la partie terminale du rectum, de nombreuses concrétions fenêtrées biréfringentes n'est pas en faveur de cette hypothèse, car ces dernières sont certainement l'indice d'une activité sécrétrice ou excrétrice. 2° Le carmin d'indigo serait réduit au niveau de la muqueuse intestinale et absorbé à l'état de dérivé incolore; il passerait sous cette forme dans la glande pylorique, mais, par suite de conditions physico-chimiques particulières au niveau des ampoules pyloriques, le retour à l'état de base colorée n'aurait pas lieu, contrairement à ce qui se produit chez *Styela*. Les constatations faites dans les expériences n° 8 et n° 19 seraient en faveur de cette hypothèse, de même que les observations faites au cours de certaines expériences d'injection sur lesquelles je reviendrai plus loin.

2° Bleu patenté. On place des *Ciona* dans une solution de bleu patenté à 1 p. 1 000.

Vingt-quatre heures après : au petit grossissement, quelques ampoules paraissent légèrement colorées en bleu. On remarque que le colorant vu par transparence à travers le tube digestif paraît verdâtre. Au fort grossissement, les ampoules semblent être plus dilatées que normalement et les concrétions paraissent être beaucoup plus abondantes et légèrement colorées en vert. On voit autour de la glande pylorique de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées en bleu vert, et certaines colorées en violet.

Quarante-huit heures après : chez les *Ciona* examinées, les ampoules et les tubules ne présentent aucune trace de colorant.

Dans une autre série d'expériences, avec une solution à 1 p. 3 000, après quarante-huit et cinquante-trois heures, on voit quelques très rares ampoules colorées en bleu, les concrétions sont colorées en vert et l'épithélium pylorique n'est pas coloré.

Il semble donc que la glande pylorique, chez *Ciona*, peut absorber le bleu patenté, mais les expériences précédentes sont beaucoup moins concluantes que chez *Styela plicata*, comme dans le cas du carmin d'indigo.

3° Bleu de méthylène et éosine. La glande pylorique de *Ciona* n'absorbe ni le bleu de méthylène, ni l'éosine après un séjour de quarante-huit heures dans une solution à 1 p. 2 000 de ces colorants, alors que l'on voit dans le tissu conjonctif péri-intestinal de nombreux éléments hémolymphatiques colorés.

Ascidia aspersa. — Carmin d'indigo. Si l'on place des *Ascidia aspersa* dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 4 000, on peut faire l'étude comparative des réactions de la glande pylorique et de celles des vésicules rénales.

Trente-trois heures après : le tube digestif est rempli de colorant. Les ampoules pyloriques contiguës de la région moyenne de l'intestin, de même que les tubules de la région terminale du rectum et les nombreuses concrétions réfringentes qu'ils contiennent, ne présentent aucune trace de carmin d'indigo. La plupart des vésicules rénales ne paraissent pas avoir absorbé le colorant. Cependant, dans quelques très rares vésicules, il paraît y avoir une mince auréole bleue autour des concrétions rénales.

Quatre-vingt-deux heures après : on voit de grosses ampoules pyloriques très dilatées, mais incolores. Les vésicules rénales aussi ne sont pas colorées; j'ai vu seulement, chez une *Ascidia*, deux vésicules légèrement colorées en vert.

J'ai obtenu les mêmes résultats négatifs au niveau de la glande pylorique et des vésicules rénales avec des solutions à 1 p. 2 000, et après cinquante-quatre heures.

Certaines images pourraient faire penser que les vésicules rénales proviendraient, dans certains cas, de la segmentation de tubules pyloriques contenant des concrétions réfringentes fenêtrées. Ces dernières se rencontrent, le plus souvent, soit au niveau des culs-de-sac terminaux des tubules, soit au niveau de dilatations situées sur le trajet de ces tubules. D'autre part, on est frappé par la ressemblance que présentent les très jeunes vésicules rénales et les ampoules pyloriques, et les jeunes concrétions vésiculaires ont un aspect qui semble être intermédiaire entre les concrétions pyloriques fenêtrées et mamelonnées et les concrétions rénales âgées.

Je rappellerai ici l'opinion d'AZÉMA sur l'origine des vésicules rénales. Après avoir longuement hésité, il écarte l'idée d'une origine à partir de la glande pylorique et il pense que les vésicules proviennent des cellules vacuolaires. Sans mettre en doute l'opinion d'AZÉMA, car je n'ai pas d'éléments suffisants pour avoir une opinion définitive, il me semble que cette question nécessite de nouvelles recherches.

Ascidia mentula. — Dans les expériences précédentes, des *Ascidia mentula* étaient mélangées aux *Ascidia aspersa*. Déterminées au cours des examens par les caractères de la branchie, elles ont montré les mêmes résultats négatifs que celles-ci au niveau de la glande pylorique et des vésicules rénales.

Phallusia mamillata. — Après un séjour de soixante-sept heures dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 3 000, les ampoules, les tubules pyloriques et les vésicules rénales sont indemnes de colorant. On retrouve la même ressemblance que chez *Ascidia*, entre les tubules pyloriques et les jeunes vésicules rénales.

Les diverses familles de l'ordre des Stolidobranches ont fait l'objet d'expériences systématiques qui ont été très fructueuses.

Molgula manhattensis. — Les colorants utilisés ont été le carmin d'indigo et le bleu patenté. L'étude comparative des réactions de la glande pylorique et du rein a été faite chez chaque individu examiné.

1° Carmin d'indigo. Solution à 1 p. 2 000.

Au bout de dix-neuf heures, on voit de nombreux filaments de carmin d'indigo dans les tubules pyloriques et dans les ampoules terminales. Le colorant est tantôt sous la forme de filaments allongés et tressés, tantôt sous la forme d'un filament unique orienté dans le sens de la longueur du tubule, court et mobile dans la lumière. Le carmin d'indigo est quelquefois adsorbé par les tractus cytoplasmiques qui paraissent alors colorés en bleu et animés de lents mouvements ondulants. Le colorant peut aussi se manifester sous la forme de filaments tendus entre deux grains réfringents libres dans la lumière et paraissant colorés en bleu foncé ou, enfin, être agglutiné en amas autour de gros grains réfringents colorés en bleu.

La glande pylorique examinée aux différents niveaux du tube digestif montre les mêmes aspects, aussi bien dans les tubules avec zones oblitérées que dans les ampoules à grande lumière. Il y a donc de grandes analogies avec ce qui s'observe chez *Styela plicata*, cependant il n'y a pas complète similitude. En effet, chez certains individus, après quarante-huit heures d'expérience, la glande pylorique au niveau de l'estomac et de la première portion de l'intestin ne présente pas de trace de carmin d'indigo, celui-ci se rencontrant seulement au niveau de la partie terminale du rectum, alors que, chez *Styela plicata*, le carmin d'indigo apparaît toujours en premier lieu au niveau de l'estomac. D'autre part, chez *Molgula* la région des ampoules contiguës, beaucoup moins développée que chez *Styela*, semble absorber davantage le carmin d'indigo.

Le rein, non coloré macroscopiquement, ne présente pas de filaments de carmin d'indigo ni de traces d'accumulation de ce dernier. On y voit quelques cellules hémolympmatiques chargées de colorant.

L'importance des réactions de la glande pylorique est très différente suivant les individus, et le temps nécessaire pour que ces réactions apparaissent est très variable, comme on l'a observé chez *Styela plicata*; la concentration des solutions de carmin ne paraît pas avoir d'influence.

2° Bleu patenté. Après trente-six heures de séjour dans une solution à 1 p. 2 000, le tube digestif est uniformément coloré en vert au-delà de la première courbure et jusqu'au rectum. Au petit grossissement, la glande pylorique paraît dans son ensemble colorée en vert; au fort grossissement, on voit que les ampoules et les tubules ont absorbé le bleu patenté. Chez une *Molgula*, j'ai observé au niveau de la première portion de l'intestin un gros canal disposé longitudinalement, très coloré en vert et charriant de nombreuses cellules à grains réfringents colorées.

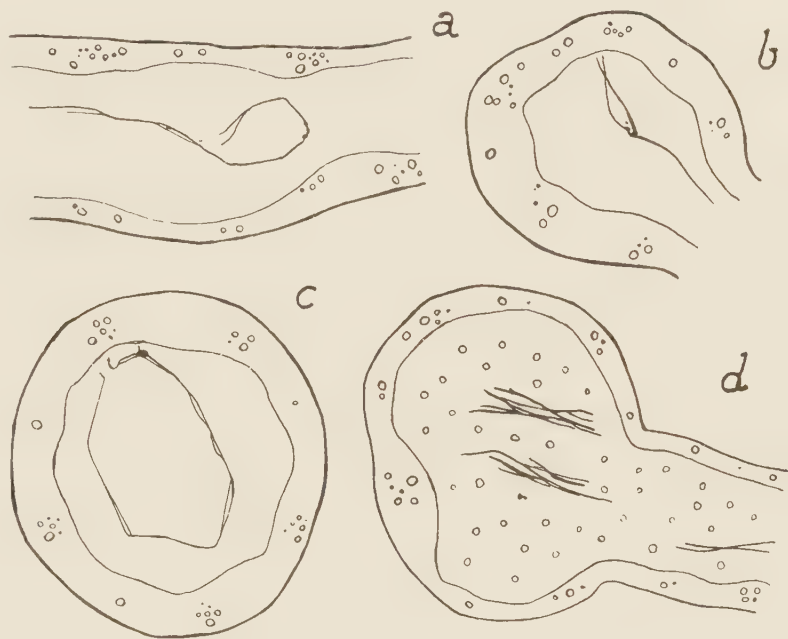
J'ai obtenu les mêmes résultats avec des solutions à 1 p. 6 000, la réaction des ampoules pyloriques étant dans certains cas très précoce (douze heures).

Dans aucune expérience, le rein n'accumule le bleu patenté, on y voit seulement quelques rares cellules hémolymphatiques colorées.

Pyura savignyi et *Pyura squamulosa*. — La glande pylorique de ces deux espèces accumule le carmin d'indigo. Après cinquante et cinquante-quatre heures de séjour dans une solution à 1 p. 3 000, les ampoules et les tubules présentent de nombreux filaments

FIG. 39.

Dendrodoa grossularia (a, b, c) et *Pyura savignyi* (d). Glande pylorique vue sur le vivant après 48 heures de séjour dans une solution de carmin d'indigo à 1 pour 2 000. (× 600.)



de carmin tout le long du tube digestif jusqu'au rectum, à l'exception de la région de l'estomac qui paraît indemne.

Le bleu patenté en solution à 1 p. 3 000 donne, après quarante-huit heures, une réaction très positive. La lumière des ampoules et des tubules présente une coloration verte très intense.

Microcosmus sulcatus et *Microcosmus claudicans*. — Ainsi que nous l'avons vu précédemment, la glande pylorique est très difficile à voir sur le vivant chez *Microcosmus*, par suite de l'abondance des cellules puriques. Cependant, j'ai pu constater qu'elle absorbe le carmin d'indigo et le bleu patenté. Les résultats sont beaucoup moins nets et moins démonstratifs que chez *Pyura*. Après quarante-huit heures de séjour dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 2 000, on voit quelques très rares filaments colorés dans les ampoules et dans les tubules. De même, après quarante-huit heures de séjour dans une solution de bleu patenté à 1 p. 3 000, il y a quelques très rares ampoules dont la lumière est colorée en vert.

En dehors de *Styela plicata*, j'ai expérimenté sur *Styela partita*, *Dendrodoa grossularia*, *Distomus variolosus* et *Polycarpa pomaria*.

Styela partita. — La glande pylorique absorbe le carmin d'indigo et le bleu patenté. Les résultats sont identiques à ceux obtenus chez *Styela plicata*, et, en particulier, la zone des ampoules contiguës n'est pas davantage colorée.

Dendrodoa grossularia. — 1° Carmin d'indigo. Avec une solution à 1 p. 2 000, la glande pylorique accumule le carmin d'indigo sous la forme de filaments, mais la densité de cette accumulation et le pourcentage des ampoules et des tubules colorés sont beaucoup plus faibles que chez *Styela plicata*, et le temps nécessaire pour que le colorant apparaisse dans la glande est beaucoup plus long (il faut en moyenne de cinquante à soixante heures). D'ailleurs, dans l'ensemble des expériences, les *Dendrodoa* absorbent peu de carmin d'indigo dans leur tube digestif ; c'est ainsi que, le plus souvent après quarante-huit heures d'expérience, ce dernier est indemne de colorant. Cela est dû, vraisemblablement, au fait que les *Dendrodoa* ferment leurs siphons et que, par suite du changement brusque de milieu, le rythme de l'alimentation est modifié, car la cavité branchiale peut être remplie de carmin d'indigo alors que le tube digestif n'en contient pas. Cela expliquerait les résultats négatifs que j'ai eus avec des *Dendrodoa* expédiées de Roscoff et mises en expérience à Marseille. J'ai, d'autre part, remarqué que les vibrations entretenues dans les bacs par les aérateurs avaient une influence retardante sur l'absorption du colorant. En effet, sans aérateur, et le carmin d'indigo étant ajouté par petites fractions pour obtenir en quelques heures une concentration de 1 p. 3 000, le temps nécessaire pour voir apparaître les premières traces de colorant dans la glande est de dix-neuf à vingt-quatre heures, au lieu de soixante à quatre-vingts heures, comme dans les expériences précédentes.

2° Bleu patenté. — Après quarante-huit heures de séjour dans une solution à 1 p. 6 000, le tube digestif n'est pas coloré, mais on voit quelques très rares ampoules pyloriques colorées en vert. Avec une solution à 1 p. 2 000 et après cinquante heures, la lumière des ampoules et des tubules est fortement colorée en vert. Il y a quelques cellules à grains réfringents colorées.

Distomus variolosus. — J'ai obtenu des résultats négatifs après un séjour de quarante-huit heures dans des solutions de carmin d'indigo à 1 p. 2 000 et à 1 p. 1 000, mais on peut faire les mêmes remarques que chez *Dendrodoa*, car, dans ces expériences, le tube digestif ne contenait pas de carmin d'indigo.

Polycarpa pomaria. — Un échantillon de cette espèce placé dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 2 000 n'a montré aucune réaction de la glande pylorique après quarante-huit heures, mais cette dernière était très difficile à examiner à cause de la grande abondance des cellules puriques.

Botryllus schlosseri. — 1° Carmin d'indigo. Plusieurs cormus de *Botryllus schlosseri* sont mis dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 1 500, les examens sont faits vingt-quatre et quarante-huit heures après. Environ cent zoïdes prélevés sur des cormus différents sont examinés, les ampoules et les tubules pyloriques paraissent un peu plus pleins et tendus que normalement, mais on n'y voit aucune trace d'accumulation de carmin d'indigo.

De très nombreuses expériences faites avec des concentrations et des durées différentes ont toutes donné des résultats négatifs.

Il est à remarquer que COLTON, dans ses expériences, en dehors de certaines cellules sanguines et des vacuoles des cellules intestinales « glandulaires », n'a observé aucune absorption du carmin d'indigo chez *Botryllus*, et il est assez curieux de constater qu'il a conclu à un rôle excréteur de la glande pylorique malgré ces résultats négatifs.

2° Bleu patenté. Après un séjour de soixante-douze heures dans une solution à 1 p. 1 000, je n'ai remarqué aucune réaction colorée de la glande pylorique; j'ai vu, dans un seul cas, quelques ampoules pyloriques colorées en vert. Il est à noter que la portion terminale du rectum est colorée en bleu-vert.

En résumé, on peut conclure des expériences d'ingestion de divers colorants que :

1° La glande pylorique des Aplousobranches ne paraît pas accumuler ni absorber ces colorants.

2° Chez les Phlébobranches, la glande pylorique paraît, dans certains cas et d'une manière peu intense, absorber certains colorants et qu'il est probable que ces colorants subissent un processus de réduction.

3° Chez les Stolidobranches (à l'exception des *Botryllidæ*), la glande pylorique accumule intensément de nombreux colorants et, en particulier, le carmin d'indigo.

Il est intéressant de remarquer que cette propriété de la glande pylorique est parallèle à l'évolution des différentes familles du phylum des Ascidies (sauf en ce qui concerne les *Botryllidæ*); ces derniers font en effet exception, ce qui est peut-être en rapport avec leur retour secondaire à la vie coloniale proprement dite. Dans les Synascidies véritables, en effet, le rôle de mésenchyme périphérique, commun aux zoïdes d'un même cormus, que joue la tunique commune, est de nature à faciliter les processus d'excrétion. Si l'accumulation de colorant dans la glande pylorique doit être interprétée comme une forme d'excrétion, ainsi que j'en discuterai plus loin, il apparaît assez naturel que celle-ci fasse défaut aux *Botryllidæ*, où une certaine physiologie collective du cormus vient se superposer à la physiologie propre de chaque zoïde.

Expériences d'injections physiologiques.

Les injections physiologiques n'ont pu être faites, chez les Aplousobranches et chez les *Botryllidæ*, par suite de difficultés techniques que je n'ai pu surmonter. Les familles étudiées ont été les *Molgulidæ*, les *Styelidæ*, les *Pyuridæ*, les *Cionidæ* et les *Ascididæ*. Dans la plupart des cas, les injections ont été faites avec du carmin d'indigo et, quelquefois, avec du carminate d'ammoniaque et du bleu trypan.

1° INJECTIONS DE CARMIN D'INDIGO

Styela plicata. — Les injections physiologiques, chez *Styela plicata*, se heurtent à une difficulté majeure qui est l'opacité et l'épaisseur de la tunique. Afin de tourner cette difficulté, j'ai tout d'abord détuniqué entièrement des *Styela*, qui peuvent vivre ainsi de vingt-quatre à quarante-huit heures. Le tube digestif étant légèrement visible par transparence, on peut ainsi contrôler les injections et réduire les hasards de celles-ci. Après avoir, sur de nombreux individus, repéré la position du tube digestif, je me suis contenté par la suite de tailler dans la tunique, et jusqu'à l'épiderme, des volets plus ou moins grands; les

injections ont été faites à travers ces volets. Je me suis servi d'aiguilles extrêmement fines, dites « intradermiques », de 1/15 de mm de diamètre. Les injections ont été pratiquées très tangentiellement à l'épiderme, autant que possible dans le tissu conjonctif environnant le tube digestif, en évitant de pénétrer dans ce dernier. Pour ne pas fausser les résultats et ne pas interpréter une expérience d'injection comme une expérience d'ingestion, je n'ai pas tenu compte des expériences dans lesquelles une quantité, si petite soit-elle, de colorant avait pénétré dans le tube digestif ou dans la cavité branchiale. J'ai, d'autre part, réduit de plus en plus la quantité de colorant injectée : de 0,5 à 1 cm³ au début, je suis arrivé à 1 ou 2/10 de centimètre cube. J'ai employé une solution ou, plus exactement, une suspension très concentrée de carmin d'indigo dans de l'eau de mer à 2 p. 100. Ces expériences d'injection ont été faites sur une très grande échelle, sur plus d'une centaine d'individus. Je me bornerai à rapporter un protocole expérimental à titre d'exemple.

Expérience. — Quatre *Styela plicata* sont injectées dans la région de l'estomac; la quantité injectée est de 1 à 2/10 de centimètre cube de la solution de carmin d'indigo à 2 p. 100.

Quatorze heures après : dans la région de l'œsophage, on voit que d'assez nombreux tubules et ampoules pyloriques contiennent des filaments de carmin d'indigo. Au niveau de l'estomac, presque toutes les ampoules et tous les tubules renferment du colorant, l'accumulation de ce dernier étant plus importante dans les tubules. Certains de ceux-ci présentent un extraordinaire enchevêtrement de filaments colorés, pelotonnés sur eux-mêmes et remplissant toute leur lumière. On remarque que les filaments de carmin se rencontrent aussi bien dans les ampoules et les tubules, qui paraissent pleins, que dans ceux qui ont une lumière centrale. Cela peut faire penser que les tubules véritablement pleins sont très rares (si même ils existent) et que même si la coupe optique ne permet pas de l'apercevoir, il y a dans la plupart des tubules une lumière centrale filiforme. On peut aussi supposer que les tubules cesseraient d'être exactement pleins quand ils ont quelque chose à éliminer. Les filaments sont généralement allongés dans le sens de la longueur des tubules; dans les ampoules, ils sont quelquefois enroulés en spirale, mais une de leurs extrémités se dirige vers le point de débouché du tubule qui fait suite à l'ampoule. Dans l'épithélium pylorique, on ne voit jamais de grains de colorant; cet épithélium a parfois un aspect légèrement bleuté, mais cela est vraisemblablement dû à la réfringence. Les gros grains réfringents hyalins ne sont pas colorés, de même les petites granulations pigmentées caroténoïdes. Cependant, dans certains cas, on voit dans la lumière des tubules et des ampoules de minuscules grains de carmin d'indigo d'où partent des filaments colorés; ces grains ont le même diamètre que les petites granulations caroténoïdes. S'agit-il de granulations ayant accumulé ou absorbé le colorant? Il est bien difficile de conclure. Enfin, autour des tubules présentant une grande accumulation de colorant, on voit de très nombreuses cellules hémolympathiques à grains réfringents; ces cellules sont accolées souvent à la périphérie des tubules qui, parfois, paraissent déprimés à leur contact. Ces constatations, jointes à celles faites précédemment à propos de l'étude histologique de *Styela*, me font penser que les cellules à grains réfringents jouent un rôle, tout au moins partiellement, dans le transport du carmin d'indigo.

L'étude systématique de la glande pylorique a été faite tout le long du tube digestif. Au niveau des ampoules « contiguës » de la première portion de l'intestin, on remarque que la plupart de ces ampoules, pour ne pas dire toutes, sont indemnes de colorant. Dans la zone qui fait suite, peu après le point de départ du canal collecteur, la densité des ampoules présentant des filaments de carmin est très grande, en particulier au niveau des ampoules situées dans le tissu conjonctif qui accompagne le canal collecteur pendant son trajet. Dans le canal lui-même, on ne voit pas de trace de carmin. Au niveau du rectum terminal et jusqu'au niveau de l'anus, le pourcentage des ampoules colorées est encore très grand, sans atteindre toutefois celui de la région de l'estomac. On retrouve l'accumulation des cellules à grains réfringents colorées au voisinage des tubules pyloriques.

Vingt-six heures après : chez l'individu examiné, injecté dans les mêmes conditions que le

précédent, le pourcentage des ampoules contenant des filaments de carmin d'indigo n'est pas plus élevé au niveau de l'œsophage, de l'estomac et du rectum. Au niveau de la première portion de l'intestin moyen, les ampoules contiguës qui sont au contact de la muqueuse intestinale sont rigoureusement indemnes de colorant, tandis que les tubules et les ampoules qui sont plus périphériques en contiennent. Le canal collecteur a un aspect particulier qui mérite d'être signalé, il se compose de deux branches qui s'anastomosent un peu avant de déboucher dans l'estomac, une de ces branches est oblitérée sur toute sa longueur, elle ressemble à un serpent in dont les spires seraient très resserrées. L'autre branche, oblitérée aussi par endroits, présente des zones avec grande lumière centrale optiquement vide, ces zones sont cloisonnées par des étranglements qui donnent au canal l'allure d'une tige de bambou. Les portions oblitérées, pas plus que les portions avec lumière, ne présentent de colorant.

Cinquante heures après : une *Styela* présente un tube digestif bleuâtre dans son ensemble, sans que cette coloration soit due à la présence de carmin dans son intérieur. Au niveau de l'estomac, de l'œsophage et du rectum, toutes les ampoules et tous les tubules présentent une extraordinaire accumulation de carmin d'indigo, non plus sous la forme de fins filaments, mais sous la forme d'amas semblables à des mèches de cheveux. Au niveau de l'intestin moyen, le pourcentage des ampoules injectées est légèrement moins élevé. Dans cette région (zone des ampoules contiguës), on constate que les ampoules qui sont au contact de l'intestin sont indemnes de colorant, tandis que celles qui sont sur un plan plus superficiel présentent du carmin. Ce fait me paraît avoir une grande importance, car il confirme les constatations histologiques faites précédemment, à savoir la disposition en trois zones concentriques par rapport à l'axe du tube digestif des ampoules et des tubules pyloriques dans la région des ampoules contiguës. Il prouve, par ailleurs, que le rôle fonctionnel n'y est pas identique. Je reviendrai sur ces faits ultérieurement.

Sept jours après : la quatrième *Styela* examinée présente le même aspect que précédemment. Il semble que, dans certaines ampoules, il y a un mince liséré bleu sur la bordure interne de l'épithélium. Il y a de nombreuses cellules à grains réfringents colorées par le carmin d'indigo.

Ciona intestinalis. — Les injections de carmin d'indigo ont été faites sous le contrôle de la vue dans la concavité de l'anse intestinale et dans le tissu conjonctif péridigestif. Une centaine de *Ciona* ont été injectées et la quantité de colorant employée a varié entre $\frac{1}{10}$ et $\frac{4}{10}$ de centimètre cube. Les examens ont été faits à des intervalles de temps s'échelonnant de neuf heures à quatre-vingt-seize heures après l'injection. Dans aucun cas, je n'ai observé d'accumulation de carmin d'indigo dans les ampoules ou dans les tubules pyloriques. La couleur bleue, au début des expériences bien visible dans la concavité intestinale, s'estompe peu à peu et disparaît par la suite complètement sans que l'on retrouve dans l'organisme de la *Ciona* de traces de carmin d'indigo en dehors de quelques très rares cellules hémolympatiques.

On peut encore supposer, comme pour les expériences d'ingestion, que le carmin d'indigo passe à l'état de leucodérivé. L'expérience suivante semblerait confirmer ce point de vue : $\frac{1}{10}$ de centimètre cube d'une solution de carmin d'indigo à 1 p. 1000 est injectée à des *Ciona*. Trois heures après, les individus paraissent complètement décolorés. L'examen de la glande pylorique ne montre aucune accumulation de bleu dans les lumières des ampoules et des tubules; cependant, dans certains cas, il semble y avoir de nombreux cristaux incolores. Il est permis de se demander s'il ne s'agirait pas de cristaux d'indol provenant d'une réduction du carmin d'indigo. L'action de l'eau oxygénée à 20 volumes prouve bien en effet qu'il y a une réduction massive du carmin d'indigo dans tous les tissus, car les traces de colorant que l'on trouve après six à sept heures voient leur tonalité renforcée, d'une part, et, d'autre part, il apparaît dans le tissu conjonctif d'autres amas d'un bleu intense.

Ascidia aspersa et *Ascidia mentula*. — Même technique opératoire que pour *Ciona* : injection de 1 à 2/10 de centimètre cube de carmin d'indigo à 2 p. 100 dans le tissu conjonctif péridigestif. Les expériences ont porté sur cinquante *Ascidia*, les examens ont été faits deux heures après l'injection, puis de six heures en six heures jusqu'à cinquante-six heures. J'ai fait l'étude comparative des réactions de la glande pylorique et des vésicules rénales.

Les ampoules contiguës à grande lumière centrale de la région de la première courbure intestinale, de même que les tubules pyloriques avec concrétions fenêtrées de la région du rectum terminal, sont indemnes de toute trace de carmin d'indigo. Une seule fois, chez un individu ayant reçu un excès de colorant, j'ai vu quelques concrétions pyloriques colorées, certaines en bleu, d'autres en violet. Il y a de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées dans le tissu conjonctif péridigestif.

Dans les vésicules rénales, on voit de très nombreux filaments de carmin d'indigo, quelquefois pelotonnés autour des concrétions. Certaines vésicules sont indemnes de colorant, mais on remarque dans les cellules de l'épithélium vésiculaire une grosse vacuole dont le contenu est légèrement coloré en mauve. Enfin, beaucoup plus rarement, les vésicules sont uniformément colorées en bleu. Quelquefois, les concrétions rénales sont colorées en mauve. Il est à noter que ce sont les vésicules rénales situées dans le voisinage du point d'injection du colorant qui absorbent ce dernier, les vésicules éloignées de ce point ne présentant aucune réaction. Ceci est donc très différent de ce que l'on observe au niveau de la glande pylorique de *Styela plicata*, où les ampoules accumulent le carmin, même très loin de son point d'injection.

Chez *Ascidia* donc, le carmin d'indigo injecté dans l'organisme est éliminé uniquement par les vésicules rénales, la glande pylorique ne paraissant pas participer à cette élimination. A moins de supposer qu'il existe au niveau des ampoules pyloriques des conditions physico-chimiques particulières provoquant la réduction du carmin d'indigo et son passage à l'état incolore, il faut admettre que les vésicules rénales ont un rôle excréteur prépondérant et que la glande pylorique n'a qu'un rôle accessoire.

Molgula manhattensis. — Les *Molgula* recueillies par dragage sont débarrassées de leur gangue sableuse, la tunique translucide permet alors d'apercevoir par transparence les organes, et les injections sont faites sous le contrôle de la vue. Chez *Molgula manhattensis*, le tube digestif est rejeté dans la partie gauche du corps, le rein étant situé dans la partie droite, on peut donc faire des injections loin du tube digestif et être ainsi certain de ne point faire pénétrer de colorant dans ce dernier; les résultats obtenus ont donc une plus grande rigueur que chez *Styela plicata*. 1/20 de centimètre cube de la solution de carmin d'indigo à 2 p. 100 est injecté à trente *Molgula*, chez quinze dans la région du tube digestif, chez quinze autres dans la région du rein. Les examens sont faits de vingt-quatre heures à six jours après l'injection. Dans tous les cas, la glande pylorique (aussi bien dans les ampoules que dans les tubules) présente une forte accumulation de carmin d'indigo, soit sous la forme de filaments, soit sous la forme d'amas, mais la répartition du colorant est différente suivant les régions du tube digestif et suivant les individus. C'est en général au niveau de la première portion de l'intestin et au niveau du rectum que l'intensité de l'élimination est la plus grande, les ampoules claires, contiguës de la région intestinale moyenne, étant indemnes de colorant ou presque. Chez une *Molgula* examinée au sixième

jour, on voit dans les ampoules pyloriques quelques rares filaments de colorant; les canaux pyloriques sont bourrés de cellules à grains réfringents. Chez tous les individus examinés on voit dans le tissu conjonctif péridigestif de nombreuses cellules hémolymphatiques colorées.

Le rein est généralement, mais non toujours, coloré en vert pâle et cette coloration paraît localisée au niveau du corps central. Dans l'épithélium rénal on ne voit pas de traces de carmin d'indigo; de même, dans le liquide contenu dans le sac rénal, on ne voit pas de filaments de colorant, mais seulement quelques cellules hémolymphatiques colorées. Au niveau des concrétions rénales, à part la légère coloration verte, on ne voit pas de signes de cristallisation du carmin d'indigo.

Il est curieux de constater cette disproportion entre les réactions du rein et de la glande pylorique vis-à-vis du carmin d'indigo, constatation qui pourrait amener à reconsidérer les rôles respectifs de ces deux organes dans les phénomènes d'excrétion chez *Molgula*.

Pyura savignyi. — Après injection de 1/10 de centimètre cube d'indigo à 2 p. 100, on observe l'accumulation de celui-ci dans la glande pylorique. Au niveau des ampoules terminales, on voit de petits filaments de colorant; au niveau des tubules, celui-ci est disposé en amas. Il y a de nombreux éléments hémolymphatiques colorés dans le tissu conjonctif péridigestif.

Styela partita. — On observe les mêmes résultats positifs que chez *Styela plicata*.

Dendrodoa grossularia. — Les expériences d'injection de carmin d'indigo sont faites chez douze *Dendrodoa*. Les injections sont faites très tangentiellement dans la région opposée aux siphons. On observe une grande accumulation de filaments de colorant au niveau de la glande pylorique et on remarque que les résultats sont beaucoup plus nets que dans les expériences d'ingestion.

En résumé, chez les diverses espèces d'Ascidies où le carmin d'indigo est éliminé par la glande pylorique, il n'y a pas de différences fondamentales dans les aspects observés à son niveau, quelle que soit la voie d'introduction du colorant (injection ou ingestion). Cependant, l'intensité de cette élimination paraît être beaucoup plus grande lorsque ce dernier est injecté dans la cavité générale et il est à peine besoin de souligner qu'elle est plus forte au voisinage du point d'injection.

2° INJECTIONS DE CARMINATE D'AMMONIAQUE

Les expériences ont été faites chez *Molgula manhattensis*, *Ascidia aspersa*, *Ciona intestinalis* et *Dendrodoa grossularia*. On injecte 1/10 de centimètre cube d'une solution de carminate d'ammoniaque à 2 p. 100 dans les mêmes conditions que pour les expériences avec le carmin d'indigo. Chez aucune de ces espèces d'Ascidies on n'observe de traces d'élimination de ce colorant au niveau de la glande pylorique. On remarque que chez *Ascidia aspersa* les vésicules rénales, pas plus que le rein chez *Molgula manhattensis*, n'excrètent le carminate, même après quatre jours d'expérience. Je n'ai pu voir par quel mécanisme se fait l'élimination de ce dernier colorant. On observe seulement dans le tissu conjonctif quelques cellules hémolymphatiques colorées en rose.

3° INJECTIONS DE BLEU TRYPAN

Expériences faites avec une solution de bleu trypan à 1 p. 100 dans l'eau de mer, chez *Ascidia aspersa*, *Ciona intestinalis*, *Dendrodoa grossularia* et *Styela plicata*. Dans aucun cas il n'y a élimination de bleu trypan par la glande pylorique.

Expériences diverses.

EXPÉRIENCES D'EXTÉRIORISATION DU TUBE DIGESTIF. — Chez une *Styela plicata*, on pratique une fenêtre à travers la tunique dans la région opposée aux siphons. On incise l'épiderme, la pression provoquée par la contraction de la *Styela* extériorise le tube digestif, soit au niveau de l'estomac, soit au niveau de la première courbure intestinale. On entoure cette région, qui contient la fenêtre, avec un doigtier en caoutchouc qu'on ligature autour de la partie médiane de la *Styela* avec un fil élastique. On injecte à travers le doigtier quelques centimètres cubes de la solution de carmin d'indigo à 2 p. 100, la partie extériorisée du tube digestif est ainsi directement en contact avec le colorant. La *Styela* est ensuite mise dans l'eau de mer courante. Quarante-huit heures après, les ampoules et les tubules pyloriques situés dans cette région extériorisée du tube digestif présentent des filaments de carmin d'indigo. Ailleurs, la glande pylorique est indemne de colorant.

La même expérience est faite avec une solution de bleu patenté à 1 p. 1000. On voit des ampoules et des tubules colorés en vert uniquement dans la région extériorisée.

Ces expériences montrent que : 1° La glande pylorique peut absorber directement les colorants qui sont à son contact; 2° La lumière de la glande n'est pas continue.

EXTÉRIORISATION ET LIGATURE DU TUBE DIGESTIF. — Chez une *Styela*, on extériorise le tube digestif au-delà de la première courbure intestinale. On pose sur l'intestin deux ligatures espacées de 1 cm. La partie extériorisée est protégée par un doigtier en caoutchouc lié à la partie moyenne de l'individu et ce dernier est mis dans une solution de carmin d'indigo à 1 p. 2 000. Quarante-deux heures après, le tube digestif est isolé et les tubules présentent des filaments de carmin tout le long du tube digestif, y compris la zone située entre les deux ligatures où le pourcentage des ampoules colorées paraît même plus élevé qu'ailleurs.

Cette expérience, qui isole une portion du tube digestif où le colorant ne peut pas pénétrer, tend à montrer que ce dernier est transporté au niveau de la glande pylorique par voie hémolymphatique. Cependant, cette expérience n'est pas rigoureuse, car si les ligatures oblitèrent la lumière du tube digestif, il n'est pas certain qu'elles oblitèrent complètement les tubules pyloriques de diamètre très petit. C'est pourquoi j'ai fait l'expérience suivante.

EXPÉRIENCES DE SECTION DU TUBE DIGESTIF. — Chez une *Styela*, on extériorise le tube digestif et on le sectionne entre deux ligatures, soit au niveau de la partie postérieure de l'estomac, soit au niveau de la première portion de l'intestin. La *Styela* est mise dans l'eau de mer courante et on la nourrit avec une solution de carmin d'indigo à 2 p. 100 que l'on introduit par le siphon buccal à l'aide d'une pipette; on instille de temps en

temps une petite quantité de colorant, et ceci pendant vingt-quatre heures. On remarque alors que la glande pylorique accumule le carmin en deçà et au-delà de la section. Cette expérience permet de tirer une conclusion très importante, à savoir que le carmin d'indigo accumulé dans la partie de la glande pylorique située au-delà de la section du tube digestif y est parvenu par voie hémolymphatique.

EXPÉRIENCES SUR LE TUBE DIGESTIF ISOLÉ. — Ces expériences sont inspirées de celles d'AZÉMA sur les vésicules rénales isolées (1, p. 123). Un tube digestif isolé de *Styela plicata* est mis dans une solution de carmin d'indigo dans l'eau de mer à 1 p. 4 000 pendant vingt-quatre heures. On observe que toutes les ampoules pyloriques, y compris celles de la région moyenne de l'intestin, présentent de gros amas de carmin. On ne peut parler ici d'absorption en rapport avec des phénomènes digestifs, mais bien d'un processus d'excrétion. Ces expériences tendent donc à prouver : 1° L'existence d'un rôle excréteur de la glande pylorique. 2° L'unité physiologique et histologique de cet organe tout le long du tube digestif, malgré la possibilité de fonctions différentes (digestive au niveau des ampoules contiguës, excrétrices ailleurs).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude anatomique et histologique sur matériel frais et sur coupes fixées et colorées portant sur 43 espèces d'Ascidies, représentant la plupart des familles d'Ascidiacés, permet de faire les constatations suivantes :

1° L'importance morphologique de la glande pylorique, concrétisée notamment par le nombre plus ou moins élevé et la ramification plus ou moins riche des tubules, croît assez régulièrement au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série des Ascidiacés, à part quelques exceptions. Elle atteint son maximum chez les *Styelidæ* et, en particulier, chez *Styela plicata* Lesueur.

2° Il existe au niveau de l'épithélium pylorique un cycle cytonucléaire caractérisé par des modifications importantes des noyaux (diffusion de la chromatine, contraction) et du cytoplasme (adsorption des colorants basiques), cycle aboutissant dans la plupart des cas à la dégénérescence totale de cet épithélium avec désagrégation des noyaux.

3° Chez la plupart des espèces, la glande pylorique a une structure très différente dans certaines régions bien déterminées du tube digestif : au niveau de l'intestin moyen dans la zone que j'ai appelée « zone des ampoules contiguës », d'une part, et, d'autre part, au niveau des parties distales, rectum chez presque toutes les espèces, œsophage et rectum chez quelques-unes (*Styelidæ*).

4° Cette zone des ampoules contiguës correspond électivement, en ce qui concerne la muqueuse intestinale, à des modifications caractéristiques des cellules (contraction des noyaux, adsorption des colorants basiques par le cytoplasme).

5° Les ampoules et les tubules pyloriques situés autour du rectum (et parfois de l'œsophage) présentent généralement un cycle incomplet et on voit dans leur lumière de nombreuses cellules hémolymphatiques immigrées (le plus souvent des cellules à grains réfringents) et de nombreuses concrétions. Ces concrétions paraissent provenir, dans la

très grande majorité des cas, de la désagrégation des cellules hémolymphatiques immigrées. Dans certains cas (*Ascididiæ*, *Cionidiæ*), elles sont biréfringentes et elles sont probablement de nature purique.

Ces constatations histologiques permettent de déduire une première conclusion importante, à savoir que la fonction de la glande pylorique est vraisemblablement différente au niveau de l'intestin moyen et au niveau des parties distales du tube digestif.

D'autre part, les modifications de structure cytologique observées au niveau de la muqueuse de l'intestin moyen présentent une étroite analogie avec les images rencontrées au niveau de l'épithélium des ampoules pyloriques situées au contact de l'intestin. Cette similitude d'aspect peut être considérée comme l'indice d'une liaison fonctionnelle et il est logique d'admettre que cette portion de la glande pylorique possède une activité en rapport avec la physiologie de la digestion. On peut essayer de préciser, comme suit, ce rôle de la glande pylorique.

La glande pylorique est-elle, comme l'ont prétendu de nombreux auteurs, une glande digestive (foie ou pancréas) déversant des diastases dans le tube digestif ? Certainement pas, car contre cette hypothèse plaident d'une manière formelle les constatations histologiques et expérimentales faites au niveau du canal collecteur. Celui-ci est, chez beaucoup d'espèces, oblitéré et imperméable sur une longueur plus ou moins grande de son trajet, et on ne voit jamais au niveau de son embouchure dans l'estomac de traces d'une quelconque sécrétion.

Par ailleurs, la région de l'intestin moyen est considérée par les auteurs et, en particulier, par YONGE [89] et BERRILL [2] comme le lieu principal d'absorption des produits de la digestion. D'autre part, l'inanition modifie de façon très sensible l'aspect de la glande pylorique, surtout au niveau de l'intestin moyen où les ampoules situées au contact de ce dernier ne présentent plus de signes d'activité. Il est donc logique de penser que la portion de la glande pylorique entourant l'intestin moyen intervient dans les phénomènes d'absorption.

Cette partie de la glande entourant l'intestin moyen paraît absorber, dans les conditions normales, des substances élaborées par l'épithélium digestif, surtout au niveau de l'intestin et chez certaines espèces au niveau aussi de l'estomac. Elle aurait dans cette région le rôle d'un organe accumulant et remaniant sans doute certains produits de la digestion; peut-être, en somme, le rôle d'un organe de réserve retenant sous forme dissoute ou sous forme concrétée diverses substances nutritives. Les substances de réserve absorbées par la glande pylorique seraient, tour à tour, accumulées dans les ampoules et les tubules (réduits alors à la membrane basale et à la capsule conjonctive), puis rétro-cédées à l'hémolymphe (directement sous forme dissoute ou par l'intermédiaire des cellules parapyloriques).

Un argument en faveur de cette opinion est fourni par les constatations histologiques faites au niveau de la zone intermédiaire des tubules de la région des ampoules « contiguës », chez *Styela plicata*, dans les expériences d'inanition (bulles hyalines périphériques et abondance de cellules parapyloriques). Ces cellules parapyloriques seraient à l'origine d'une partie importante des cellules à grains réfringents. Ces dernières seraient, quand elles sont jeunes, c'est-à-dire notamment quand leurs grains ne renferment pas

encore de cristallites biréfringents ou avant qu'elles soient frappées d'achromasie, de véritables tréphocytes. Plus tard, elles devraient au contraire être considérées comme des cellules épuisées (cellules frappées d'achromasie) ou comme des cellules renfermant une certaine proportion de produits de déchet (cellules à cristallites biréfringents).

Les expériences d'ingestion et d'injection fournissent aussi un argument favorable au rôle d'organe de réserve. Nous avons vu, en effet, que dans ces expériences (qui, d'après la nature chimique des colorants employés, doivent être envisagées comme visant l'étude des processus d'excrétion), chez les *Styelidæ*, les ampoules « contiguës », situées au contact de l'intestin moyen et que je considère comme ayant une fonction digestive, sont rigoureusement indemnes de colorant, contrairement aux tubules les plus périphériques.

La présence de cellules libres à caractères particuliers, que j'ai appelées « cellules parapyloriques » ou « konicaryocytes », autour de la glande pylorique proche de l'intestin moyen, chez la plupart des espèces étudiées, est un phénomène constant et caractéristique qui fait penser que ces cellules jouent certainement un rôle dans la physiologie de la glande pylorique, car elles ne se voient qu'au voisinage de celle-ci, et n'ont jamais été signalées dans l'hémolymph circulant dans les autres parties du corps.

La question de leur origine et de leur destinée ultérieure, dont j'ai parlé précédemment, est plus complexe et varie suivant les espèces.

Chez les *Styelidæ*, les cellules parapyloriques paraissent dériver des cellules de l'épithélium pylorique lui-même arrivé à un certain stade de son évolution, et elles semblent être à l'origine d'une partie importante des cellules à grains réfringents, cellules qui ont, comme je l'ai précédemment signalé, une signification double, tréphocytaire au début, et excrétrice à la fin de leur évolution.

Chez les *Ascididiæ*, les cellules parapyloriques semblent, de même, provenir de l'épithélium de la glande pylorique au moment où les noyaux se contractent légèrement. Elles évoluent de différentes manières, certaines dégénèrent assez rapidement avec achromasie totale, d'autres, en plus grand nombre, paraissant donner directement des cellules à grains réfringents; enfin, mais ceci d'une manière moins certaine, certaines cellules parapyloriques pouvant évoluer en cellules hémohistioblastiques.

Chez les *Polycitoridæ* et, en particulier, chez *Cystodites delle chiajei*, l'origine des cellules parapyloriques à partir de la glande pylorique ne fait pas de doute, mais leur destinée n'a pu être établie de façon certaine, les unes sont détruites sur place, d'autres, en très petit nombre, sont ingérées par des phagocytes univacuolaires.

Chez les *Didemnidæ*, il y a deux cas très différents. Chez *Lissoclinum pseudoleptoclinum*, l'origine et la destinée des cellules parapyloriques paraissent identiques à ce qui a été décrit chez les *Styelidæ*. Par contre, chez *Diplosoma gelatinosum*, il n'y a pas autour de la vésicule pylorique de cellules parapyloriques, mais on observe une accumulation d'hémohistioblastes dont le cytoplasme présente une basophilie intense et on peut supposer que ces hémohistioblastes recueillent les substances diffusées à partir de la vésicule pylorique et assument ainsi le rôle des véritables cellules parapyloriques.

Enfin, chez les *Botryllidæ*, les cellules parapyloriques ont vraisemblablement une origine double : à partir des cellules de l'épithélium intestinal par un phénomène de desquamation de celui-ci et à partir des ampoules pyloriques. Leur destinée reste obscure, mais il est probable qu'elles dégénèrent assez rapidement.

De cet ensemble d'observations sur les cellules parapyloriques se dégage, malgré les divergences de détail, une certaine unité. Qu'elles proviennent de l'épithélium de la glande pylorique elle-même (ce qui est certainement de loin le cas le plus fréquent), ou qu'elles soient assimilables à des cellules hémohistioblastiques, ces cellules parapyloriques présentent en commun des caractères cytologiques nets : gros noyaux pourvu d'un assez gros nucléole et à chromatine poussiéreuse, cytoplasme très réduit, basophile et adsorbant les fuchsines, au sein duquel peuvent apparaître des inclusions réfringentes.

L'idée qui s'impose assez nettement à l'esprit et qui confirme d'ailleurs les résultats des diverses expériences est celle-ci : il y aurait, au niveau de la glande pylorique proche de l'intestin moyen, une élimination au profit de l'hémolymph de substances nutritives préalablement accumulées par la glande pylorique et rétrocedées à l'organisme par celle-ci, après remaniement, par l'intermédiaire de tréphocytes, tels les cellules à grains réfringents. En d'autres termes, on sait que, dans l'hémolymph des Ascidies, très pauvre en matières dissoutes, le transport des substances nutritives est assuré par des tréphocytes de types extrêmement divers déjà étudiés par de nombreux auteurs; la région de la glande pylorique proche de l'intestin moyen serait une région privilégiée de formation de certaines catégories de ces tréphocytes.

Les cellules parapyloriques étant ainsi, dans certains cas, à l'origine d'une part non négligeable des cellules qui peuplent l'hémolymph, on peut dans une certaine mesure considérer la glande pylorique comme un organe lymphogène, mais un organe lymphogène très spécial. En effet, les éléments qui en sont issus ne paraissent pas, comme les lymphocytes banaux, aptes à évoluer en l'une ou l'autre catégorie de cellules hémolymphatiques, mais paraissent irrévocablement destinés à produire des cellules à grains réfringents.

Mais si le rôle que joue la glande pylorique dans les phénomènes digestifs au niveau de l'intestin moyen paraît assez bien établi, ses fonctions ne s'arrêtent pas là. La glande pylorique, en effet, possède, au niveau des parties distales du tube digestif, une fonction excrétrice.

Les nombreuses expériences d'ingestion et d'injection que j'ai faites établissent d'une manière certaine que, chez la plupart des espèces, la glande pylorique élimine et accumule le carmin d'indigo, ainsi d'ailleurs que d'autres colorants.

L'élimination ou l'accumulation par un organe de certains colorants n'est pas un test absolu de son rôle excréteur. Cette question, qui sort du cadre de mon étude, a donné lieu à de nombreuses discussions, en particulier de la part de KOWALEWSKY [42], CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER [13], BOUIN et ANCEL [4], DELAGE [17], GRASSÉ, LESPERON SUZUKI, VON MOLLENDORFF, LISON [51] et bien d'autres. Il est classique, surtout chez les Invertébrés, de considérer l'élimination du carmin d'indigo par une cellule comme l'indice de la fonction excrétrice de celle-ci. Et si nous nous référons aux conditions requises par LISON pour qu'une cellule soit considérée comme excrétrice envers une substance, à savoir : 1° qu'elle soustraie la substance à la circulation du milieu intérieur; 2° qu'elle fasse de telle sorte que la substance ne soit plus utilisée ultérieurement et n'intervienne plus dans le comportement de l'individu; 3° que son intervention offre un caractère de spécificité; nous voyons que les cellules de l'épithélium pylorique remplissent ces conditions.

Je pense donc que la glande pylorique, au niveau des parties distales du tube digestif, possède une fonction excrétrice.

Les images de cellules hémolymphatiques immigrées et dégénérées dans la lumière de la glande chez les *Styelidæ* et chez *Ciona intestinalis*, les concrétions biréfringentes et vraisemblablement de nature purique chez les *Ascidiidæ* et chez *Ciona* sont déjà des signes de présomption en faveur de cette opinion, mais ce sont surtout les arguments tirés des expériences qui sont les plus démonstratifs.

Les expériences effectuées sur le tube digestif isolé, ligaturé ou sectionné de *Styela plicata* nous ont montré que l'accumulation du carmin d'indigo dans la glande pylorique se fait par voie hémolymphatique. Le carmin d'indigo qui se trouve dans le milieu intérieur, surtout sous forme réduite (leucodérivé), est sans aucun doute capté par les cellules de l'épithélium pylorique sous forme dissoute, car on ne voit jamais dans celui-ci de granulations colorées. Ces cellules éliminent ensuite le colorant dans la lumière des ampoules où il se cristallise sous la forme décrite (filaments, amas). Il s'agirait, tout au moins dans ce cas et selon la terminologie de LISON, d'une excrétion transitaire. Mais je pense qu'il y a un autre mécanisme d'excrétion, et que des cellules hémolymphatiques à grains réfringents, chargées de produits de déchets, pénètrent directement dans la lumière de la glande pylorique où elles dégènèrent, leurs produits de désintégration constituant des concrétions. La glande pylorique jouerait donc, dans ce cas, le rôle d'un rein d'accumulation, homologue des vésicules rénales des *Ascidiidæ* et de l'organe rénal des *Molgulidæ*.

La glande pylorique présente donc une fonction double, digestive annexe, d'une part, excrétrice, d'autre part.

Au point de vue embryologique, on peut considérer comme acquis que, aussi bien dans l'oogénèse que dans la blastogénèse, la glande pylorique apparaît très tôt, très peu avant la formation des protostigmates, et qu'elle se développe à partir de la région pylorique de l'estomac. Elle résulte, non pas d'une invagination de la muqueuse digestive, mais d'une prolifération des cellules de la paroi du tube digestif. Cependant, il n'est pas exclu d'envisager que, dans certains cas (blastogénèse chez *Clavelina* et *Botryllus*), une partie de la glande pylorique soit en quelque sorte « montée sur place » à partir de cellules mésenchymateuses et se mette secondairement en rapport avec la portion de la glande issue de la région pylorique de l'estomac. Il y aurait donc une certaine dualité embryogénique des formations pyloriques.

Il est impossible de terminer ces conclusions sans tenter de rechercher quelles pourraient être l'origine et les homologues de la glande pylorique des Tuniciers. Les tentatives faites par les auteurs pour rechercher les homologues des formations pyloriques se sont toujours placées sur le plan physiologique, sans d'ailleurs que des preuves solides, histologiques ou expérimentales, aient jamais été apportées à l'appui des hypothèses proposées. Je ne crois pas qu'on puisse retenir l'opinion de ISERT qui accorde à la glande pylorique la signification d'un pancréas, ni celle de COLTON qui y voit une sorte de foie, non plus évidemment que celle de GIARD qui la compare au stylet cristallin des Mollusques Pélécy-podes.

La physiologie de la glande pylorique est encore trop incertaine pour qu'il soit

raisonnable d'esquisser des interprétations basées sur celle-ci. Il m'a paru préférable d'essayer de rechercher les homologies de cet organe sous l'angle de l'anatomie comparée. Je pense qu'il n'est qu'un seul dispositif anatomique auquel on puisse homologuer la glande pylorique, c'est l'ensemble des formations siphonales annexées au tube digestif qui existent chez divers Invertébrés. Si un tel siphon s'observe chez des Annélides Polychètes (Euniciens et Cirratulien), ainsi que chez les Echiurides, la présence d'un tel organe est beaucoup plus intéressante, et grosse de conséquences chez certains Echinodermes (Echinides) et chez les Entéropneustes.

Le siphon des Oursins se présente sous la forme d'un fin tube partant de la région antérieure du tube digestif et aboutissant au voisinage de l'extrémité postérieure de celui-ci. L'eau ingérée avec les aliments passe par le siphon pour rejoindre directement le rectum, ce qui présente l'avantage de ne pas diluer les enzymes digestives contenues dans la lumière du tube digestif; accessoirement, sans doute, le liquide, qui a ainsi emprunté ce « raccourci », doit aider à l'élimination des boulettes fécales.

Chez les Entéropneustes, notamment dans certaines espèces du genre *Glandiceps*, on a décrit un siphon analogue doublant en quelque sorte le trajet de l'intestin hépatique, tandis que, chez les *Ptychoderidæ*, l'intestin abdominal montre une formation désignée sous le nom de pygocorde que PUNNETT considère comme le rudiment d'une formation siphonale. Les figures données par les auteurs de la structure histologique de cette pygocorde laissent voir une étrange ressemblance avec l'aspect histologique de la glande pylorique de certaines Ascidies (*Polyclinidæ*). Cette pygocorde peut être tantôt pleine, tantôt parsemée de petites cavités isolées (ce qui rappelle curieusement la structure discontinue de certaines glandes pyloriques) ou même creusée d'un canal axial s'ouvrant par endroits dans la lumière de l'intestin.

La plupart des zoologistes sont d'accord à l'heure actuelle pour admettre que les Echinodermes, les Stomocordés et les « Procordés » ont eu très anciennement une souche commune. Il est vraisemblable que chez cet ancêtre commun lointain (fig. 40, 1) existait un pareil siphon ouvert aux deux extrémités, qui s'est conservé intact chez les Echinides, mais a subi, chez les Entéropneustes, diverses vicissitudes. Que pouvons-nous trouver d'équivalent chez les Ascidiacés ? Certes, nous ne connaissons pas d'Ascidie qui ait à proprement parler un siphon ouvert aux deux extrémités et partant de la région antérieure du tube digestif pour s'ouvrir dans le rectum; mais, parmi les Ascidies Aplousobranches, les moins élevées en organisation précisément, nous voyons des dispositions qui ne sont point tellement éloignées de ce tube siphonal unique.

Chez *Diplosoma* (fig. 40, 4), par exemple, il y a pratiquement un tube unique partant du pylore et allant longer, mais en cul-de-sac, le rectum; le fait qu'une vésicule pylorique est branchée en dérivation sur son trajet n'est sans doute qu'un détail accessoire.

Chez *Archiascidia* (fig. 40, 3), d'autre part, la disposition générale d'un tel siphon est assez bien conservée également, à ceci près que la partie juxta-rectale de ce siphon s'est subdivisée en un certain nombre de canaux qui gardent d'ailleurs leur orientation antéro-postérieure. Il faut bien remarquer que, aussi bien chez *Diplosoma* que chez *Archiascidia*, la région de l'intestin moyen est dépourvue de glande pylorique.

Chez *Lissoclinum* (fig. 40, 5), genre qui est très proche au point de vue systématique de *Diplosoma*, la portion juxta-rectale de la glande pylorique a encore une structure simple et n'est que faiblement ramifiée. Mais chez ce *Lissoclinum*, nous voyons se

surajouter dans la région de l'intestin moyen, non plus des tubules allongés, mais de véritables ampoules sphéroïdales encore en nombre restreint (trois ou quatre) et qui sont le siège d'un cycle complet, et au voisinage desquelles s'observent les cellules parapyloriques. On pourrait évidemment supposer que ces quelques ampoules de *Lissoclinum* proviennent en quelque sorte d'un éclatement de la vésicule pylorique de *Diplosoma*; pour

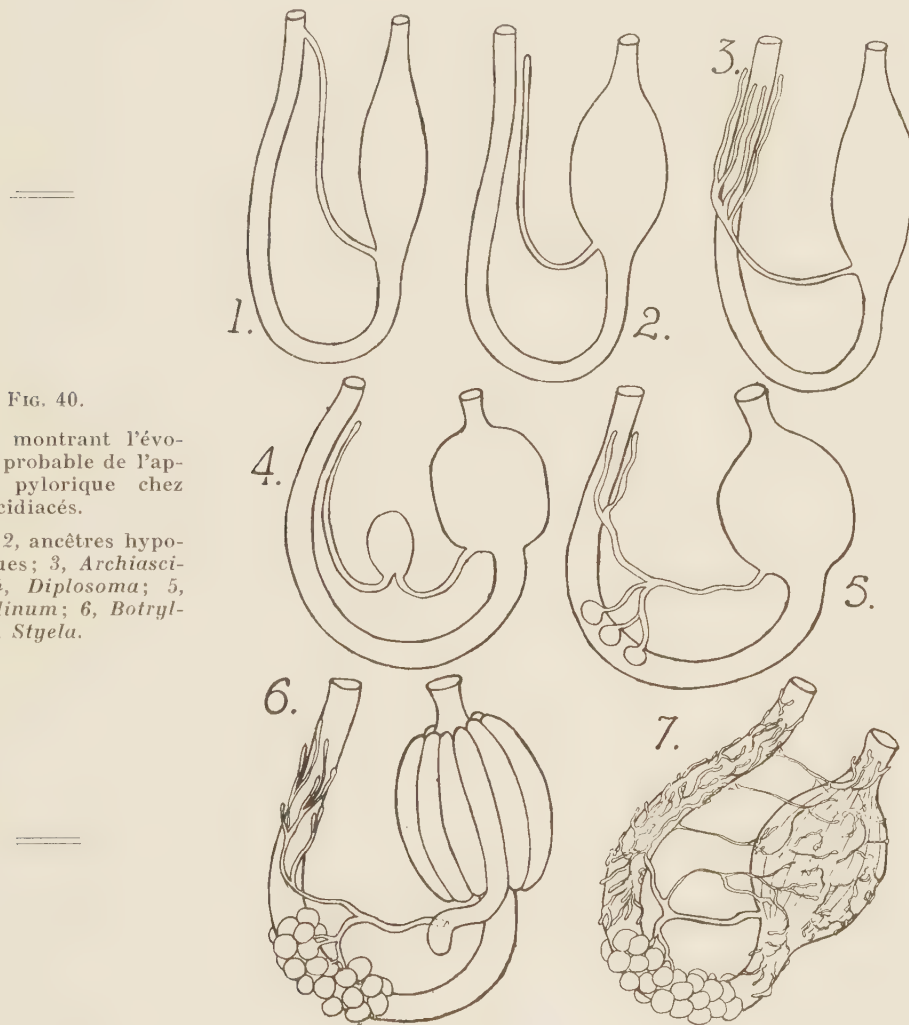


FIG. 40.

Schémas montrant l'évolution probable de l'appareil pylorique chez les Ascidiacés.

1 et 2, ancêtres hypothétiques; 3, *Archiascidia*; 4, *Diplosoma*; 5, *Lissoclinum*; 6, *Botryllus*; 7, *Styela*.

des raisons d'ordre cytologique (absence totale d'activité de l'épithélium de la vésicule chez *Diplosoma* et absence de cellules parapyloriques), il ne semble pas que cette hypothèse doive être retenue.

L'aspect observé chez *Lissoclinum* représente en somme le système pylorique complet, le plus simple qui existe chez une Ascidie; par ce qualificatif de complet, j'entends qu'il présente déjà deux régions nettement différenciées au point de vue cytologique, celle des tubules périrectaux et celle des ampoules proches de l'intestin moyen. A partir de ce type de *Lissoclinum*, la structure du système pylorique de n'importe quelle autre

Ascidie peut être aisément expliquée: Pratiquement, il y a deux aspects possibles, l'aspect réalisé chez les *Botryllidæ* et celui réalisé chez les *Styelidæ*.

Chez les *Botryllidæ* (fig. 40, 6), il y a déjà eu une augmentation importante du nombre des ampoules « contiguës » comme de celui des tubules périrectaux, mais les deux zones occupées par les uns et les autres restent bien séparées et les formations pyloriques n'empiètent ni sur le conjonctif péristomacal, ni sur le conjonctif périœsophagien.

Chez les *Styelidæ* (fig. 40, 7), enfin, le système pylorique connaît son développement maximum. Les ampoules, dont le nombre est très élevé, restent limitées à la région de l'intestin moyen, mais les tubules, originellement périrectaux, occupent tout le conjonctif péridigestif, y compris l'œsophage et l'estomac. Bien que, dans ce dernier cas, le tube digestif soit ainsi revêtu par un réseau de formations pyloriques, l'examen histologique montre qu'il subsiste dans celui-ci, comme je l'ai déjà dit, deux régions fonctionnelles bien distinctes, l'une dont le « rôle digestif annexe » n'a jamais cessé d'être évident depuis que nous en avons observé la première manifestation chez *Lissoclinum*, l'autre qui paraît avoir acquis secondairement une fonction excrétrice que j'ai mise en évidence dans la partie expérimentale.

Je crois que l'on peut admettre que le système pylorique présente une unité morphologique plus ou moins parfaitement masquée par sa dualité fonctionnelle. L'une des fonctions qui lui est dévolue, la fonction digestive annexe, paraît s'être établie assez anciennement, puisqu'elle ne manque guère que chez *Archiascidia* et chez *Diplosoma*. L'autre, la fonction excrétrice, beaucoup plus récemment acquise, ne paraît (aussi bien d'après mes recherches histologiques que d'après mes essais expérimentaux) se réaliser pleinement que chez les plus élevées en organisation des Ascidies, c'est-à-dire les Stolidobranches et, singulièrement, chez les *Styelidæ*.

BIBLIOGRAPHIE

1. AZÉMA (M.). — Recherches sur le sang et l'excrétion chez les Ascidies. *Ann. Inst. Océan.*, Paris, t. XVII, 1937, pp. 1-150.
2. BERRILL (N. J.). — Digestion in Ascidians and the influence of temperature. *The Brit. Journ. of Exper. Biol.*, vol. VI, 1929, pp. 275-291.
3. BERRILL (N. J.). — The development and growth of *Ciona*. *Journ. of the Mar. Biol. Assoc.*, t. XXVI, n° 4, 1947, pp. 616-625.
4. BOUIN (P.) et ANCEL (P.). — Détermination des cellules excrétrices par le procédé des injections physiologiques de matières colorantes. *C. R. Soc. de Biol.*, vol. 74, 1913, p. 890.
5. BRACHET (J.). — La localisation des acides pentose-nucléiques dans les tissus animaux et les œufs d'Amphibiens en voie de développement. *Arch. de Biol.*, t. LIII, 1942, pp. 207-255.
6. BRÉMENT (E.). — Sur deux nouveaux Didemnidés (Synascidies) du golfe du Lion. *Bull. Inst. Océan.*, n° 257, Monaco, 1913.
7. BRIEN (P.). — *Traité de Zoologie*. Embranchement des Tuniciers, t. IX, 1948, pp. 553-930, Masson, édit.
8. CAULLERY (M.). — Contribution à l'étude des Ascidies composées. *Bull. Scient. France et Belgique*, vol. XXVII, 1895, pp. 1-158.
9. CAULLERY (M.). — Recherches sur les Synascidies du genre *Colella*. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XLII, 1908, pp. 1-59.
10. CHANDELON (Th.). — Recherches sur une annexe du tube digestif des Tuniciers. *Bull. Acad. de Belgique*. Série II, t. XXXIX, 1875, pp. 911-948.

11. CHRZONSZEWSKY. — Zur Anatomie und Physiologie des Leber. *Virchow's Arch.*, t. XXXV, 1866, p. 157.
12. COLTON (H. S.). — The pyloric gland of the Ascidian *Botryllus* an organ of excretion ? *Biol. Bull. Woods Hole*, vol. XIX, 1910, pp. 35-52.
13. CUÉNOT (L.), BRUNTZ et MERCIER. — Examen des critiques faites à la méthode des injections physiologiques. *C. R. Soc. de Biol.*, vol. LXXIV, 1913, p. 1124.
14. DAHLGRÜN (W.). — Untersuchungen über den Bau der Excretionorgane der Tunicaten. *Arch. für mikrosk. Anat. und Entw.*, vol. 56, 1901, pp. 608-640.
15. DAS (S. M.). — The physiology of excretion in *Molgula*. *The Biol. Bull.*, vol. 95, 1948, pp. 307-319.
16. DAUMEZON (G.). — Contribution à l'étude des Synascidies du golfe de Marseille. *Thèse Lille*, 1909.
17. DELAGE (Y.). — Observations à propos des injections physiologiques. *C. R. Acad. Sc.*, t. 135, 1902, p. 936.
18. DELLA VALLE (A.). — Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. *Atti della Reale Acc. dei Lincei*. Mém., série 3, vol. X, 1881, p. 431.
19. FOUQUE (G.). — La glande pylorique de *Diplosoma gelatinosum* Milne-Edwards. *C. R. Acad. Sc.*, t. CCXXVII, 1948, pp. 1046-1049.
20. FOUQUE (G.). — Relations entre la structure de l'intestin et la structure de la glande pylorique chez *Botryllus schlosseri* Pallas. *Bull. Inst. Océan.*, n° 954, Monaco, 1949.
21. GABE (M.) et PRENANT (M.). — Contribution à l'étude cytologique et histochimique du tube digestif des Polyplacophores. *Arch. de Biol.*, t. IX, 1949, pp. 39-71.
22. GABE (M.) et PRENANT (M.). — Données histochimiques sur les phosphatases alcalines chez *Acanthochites fascicularis*. *Experientia*, vol. V, 12, 1949, p. 476.
23. GIARD (A.). — Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, vol. I, 1872, pp. 501-704.
24. GIARD (A.). — Embryogénie des Ascidies. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, vol. I, 1872, p. 397.
25. GIARD (A.). — Contribution à l'histoire naturelle des Synascidies. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, vol. II, 1873, pp. 481-514.
26. GOMORI (G.). — The study of enzymes in tissue sections. *Amer. J. Clin. Path.*, vol. 16, 1946, pp. 347-352.
27. HANCOCK. — On the anatomy and physiology of the Tunicata. *Journ. of Linn. Soc.*, vol. IX, 1868.
28. HARANT (H.). — Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Ann. Inst. Océan.*, t. VIII, fasc. 4, pp. 230-389, Paris, 1931.
29. HARANT (H.) et VERNIÈRES (P.). — *Faune de France*, fasc. 27, Ascidies, Paris, 1933.
30. HELLER (C.). — Untersuchungen über die Tunikaten des Adriatischen Meeres. *Denkschr. der Kaiserl. Akad. der Wiss.*, 32 und 34 Band. Wien, 1874-1875.
31. HENRI (V.). — Etude des ferments digestifs chez quelques Invertébrés. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXVII, 1903, p. 763.
32. HERDMAN (W. A.). — Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. Part. I, Ascidiæ simplices. *Rep. voy. Challenger*, vol. VI, 1882.
33. HERTWIG (R.). — Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ascidien. *Jena'sche Zeit. für Med. und Nat.*, 7 Bd. Leipzig, 1873.
34. HUUS (J.). — Tunicata. Ascidiacea. W. Kukenthal et T. Krumbach. *Handb. der Zool.*, vol. 5, Berlin et Leipzig, 1937.
35. HUXLEY (T.). — Observations upon the anatomy and physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*. *Phil. Trans. Roy. Soc.* (2), 1851.
36. IHLE (J. E. M.). — Salpidæ. *Bronn's Tierreich*, III, Suppl. Tunicata, II, 2, Leipzig, 1937.
37. ISERT (A.). — Untersuchungen über den Bau der Drüsenänge des Darm bei den Monascidien. *Archiv. für Naturg.*, vol. 69, Bd. I. H., 2, 1903, pp. 237-296.
38. JULIN (Ch.). — Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. *Arch. de Biol.*, t. II, 59, 1881.

39. JULIN (Ch.). — Les Ascidiens des côtes du Boulonnais. *Styelopsis grossularia*. Anatomie et embryogénie. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXIV, 1892, p. 208.
40. JULIN (Ch.). — Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. *Archiascidia neapolitana*, nov. gen. nov. sp. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, vol. 16, 1904, pp. 489-552.
41. KOWALEWSKY (A.). — Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidiën. *Arch. für mikrosk. Anat. und Entro.*, vol. VII, 1871, pp. 101-130.
42. KOWALEWSKY (A.). — Ein beitrage zur Kenntnis der Exkretionsorgane. *Biol. Centralbl.*, t. IX, 1890, pp. 43-57.
43. KROHN (A.). — Ueber die Entwicklung der Ascidiën. *Arch. für Anat. u. Phys. u. Wiss. Med.*, t. XIX, 1852, p. 313.
44. KRUKENBERG (C.). — *Vergleichend Physiologische Studien*. Heidelberg, I, Reihe Ab., B., 22, 1880.
45. KUPFFER (C.). — Zur Entwicklung der einfachen Ascidiën. *Arch. für mikrosk. Anat. und Entro.*, Bd. VIII, 1872, p. 381.
46. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). — Les Ascidiées simples des côtes de France, 1^{re} partie : Etude d'un type pris dans le groupe des Molgulidés. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, t. III, 1874, pp. 160-170.
47. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). — Histoire des Ascidiées simples des côtes de France, 2^e partie : Etude des espèces. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, t. VI, 1877, pp. 57-676.
48. LACAZE-DUTHIERS (H. DE) et DELAGE (Y.). — Etude anatomique et zoologique sur les Cynthiadées. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, t. VII, 2^e série, 1889, p. 519.
49. LAHILLE (F.). — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. *Thèse Paris*, 1890.
50. LANGERON (M.). — Précis de Microscopie. Masson, édit., Paris, 1942.
51. LISON (L.). — Histochimie animale. Méthodes et problèmes. Gauthier-Villars, édit., Paris, 1936.
52. LISON (L.). — Sur le mécanisme cytologique de l'élimination des matières colorantes dans quelques organes excréteurs. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 34, n° 2, 1938, p. 231.
53. LISON (L.). — Recherches sur l'histophysiologie comparée de l'excrétion chez les Arthropodes. *Bull. Ac. Roy. de Belgique*, t. XIX, fasc. 5, 1942.
54. LISTER (J. J.). — Some observations on the structure and the functions of tubular and cellular polypi and of Ascidiæ. *Philos. Trans. Roy. Soc.*, 1834, p. 380.
55. MAURICE (Ch.). — Etude monographique d'une espèce d'Ascidiée composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.), *Arch. de Biol.*, t. VIII, p. 367, 1888.
56. METCALF (M. M.). — Notes on the morphology of the Tunicata. *Zool. Jahrb.*, t. XIII, 1900, p. 495.
57. MICHAELSEN (W.). — Ascidiæ Krikobanchiæ von Neuseeland den Chatham u. d. Auckland Inseln. Papers from Dr. Mortensen's Expedition 1914-1916. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*. Bd. 77, 1924, p. 263.
58. MILLOT (J.). — Le pigment purique chez les Vertébrés inférieurs. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. LVII, 1923.
59. MILNE-EDWARDS (H.). — Observations sur les Ascidiées composées des côtes de la Manche. *Mém. Acad. Sc.*, t. XVIII, 1841, p. 87.
60. MÜLLER (O. F.). — Zoologica Danica seu animalium Daniæ et Norvegiæ rariorum ac minus nostram descriptiones et historica. Havniæ, 1788.
61. PÉRÈS (J. M.). — Recherches sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers. *Ann. Inst. Océan.*, t. XXI, 1943, pp. 229-359.
62. PÉRÈS (J. M.). — Notes de biométrie cellulaire sur le sang, le conjonctif et la tunique d'une Ascidiée Aplousobranchie. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, t. LXXVII, 1946, pp. 56-67.
63. PÉRÈS (J. M.). — Résultats d'une étude biométrique des cellules hémoblastiques des Ascidiées. *C. R. Acad. Sc.*, t. CCXXIII, 1946, p. 644.
64. PÉRÈS (J. M.). — Recherches sur le sang et la tunique commune des Ascidiées composées. I. Aplousobranchiata (*Polyclinidæ* et *Didemnidæ*). *Ann. Inst. Océan.*, t. XXIII, fasc. 4, 1948, pp. 345-473.
65. PÉRÈS (J. M.). — Contribution à l'étude des Ascidiées de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, t. XI, n° 1-2, 1949.

66. PIZON (A.). — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, t. XIV, 1892, pp. 1-316.
67. PIZON (A.). — Etude anatomique et systématique des Molgulidés appartenant aux collections du Muséum de Paris. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, t. VII, 1898.
68. PRENANT (M.). — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'histologie comparée. *Arch. de Morph. Gén. Expér.*, fasc. 5, 1922.
69. PRENANT (M.). — Etude histologique sur les peroxydases animales. *Arch. de Morph. Gén. Expér.*, fasc. 21, 1924.
70. PRENANT (M.). — Prochordés. (*Coll. Actualités Scient. et Ind.*, n° 379-380.) Hermann, édit., Paris, 1936.
71. RITTER. — Budding in the compound Ascidians based on studies on *Goodsiria* and *Pero-phora*. *Jour. of Morph.*, t. XII, 1896, p. 149.
72. ROULE (L.). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadés). *Ann. Mus. Marseille*, t. II, 1884.
73. ROULE (L.). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Cynthiadés). *Ann. Sc. Nat.*, t. XX, 1885.
74. SAVIGNY. — Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Paris, 1816.
75. SEELIGER (O.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. *Sitzb. der K. Akad. der Wiss.*, t. LXXXV, 1882, p. 396.
76. SEELIGER (O.). — Tunicata. *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, 1904.
77. SÉLYS-LONGCHAMPS (M. DE), VAN BENEDEN (Ed.) et SÉLYS-LONGCHAMPS (M. DE). — Tuniciers. Embryogénèse. *Résultats du voyage de la Belgica en 1897-1899* (Zoologie), 1940, p. 1-57.
78. TODARO (F.). — L'organe rénale delle Salpe. *Monit. Zool. It.*, t. XII, 1901.
79. TODARO (F.). — Sopra gli organi escretori delle Salpidæ. *Atti della Reale Acc. dei Lincei (Rendi conti)*, vol. XI, 1902.
80. TODARO (F.). — Sur les organes excréteurs des Salpidées. *Arch. Ital. Biol.*, t. XXXVIII, 1902, pp. 33-48.
81. ULJANIN (B. N.). — Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. *Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel*, Leipzig, 1884.
82. VAN BENEDEN (P. J.). — *Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples*. Bruxelles, 1846.
83. VAN BENEDEN (Ed.) et JULIN (Ch.). — Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroïdes*). *Arch. de Biol.*, t. IV, 1884, pp. 611-638.
84. VAN BENEDEN (Ed.) et JULIN (Ch.). — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. *Arch. de Biol.*, t. VI, 1886, pp. 237-476.
85. VOGT. — *Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée*, 1854 (in ISERT [37]).
86. WAGNER (N.). — *Die wirbellosen Tiere des weissen Meeres*. Leipzig, 1885.
87. WILLEY (A.). — Studies on the Protochordata, I. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, t. 34, 1893, pp. 317-360.
88. WINIWARTER (H. VON). — Note sur la glande annexe du tube digestif des Ascidies simples. *Arch. de Biol.*, t. XIV, 1896, pp. 261-273.
89. YONGE (C. M.). — Studies on the comparative physiology of digestion. III. Secretion, Digestion and Assimilation in the Gut of *Ciona intestinalis*. *The Brit. Journ. of Exp. Biol.*, vol. 2, 1925, pp. 373-388.

